

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología



**DINÁMICA DE LOS BOSQUES NEOTROPICALES DE PINUS-
QUERCUS: IMPORTANCIA DE LA LUZ Y EL AGUA EN EL
DESEMPEÑO DE PLÁNTULAS Y JUVENILES DE ESPECIES
ARBÓREAS**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Luis Galindo Jaimes

Bajo la dirección de los doctores

Miguel Ángel de Zavala Gironés
Mario González Espinosa

Madrid, 2013

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



Dinámica de los bosques neotropicales de *Pinus-Quercus*:
importancia de la luz y el agua en el desempeño de plántulas
y juveniles de especies arbóreas

Luis Galindo Jaimes
Madrid, 2012

Directores:

Dr. Miguel Ángel de Zavala Gironés

Universidad de Alcalá, Departamento de Ecología, Edificio de Ciencias, Alcalá
de Henares, Madrid E-28871. España.

Dr. Mario González Espinosa

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Ecología y
Sistemática Terrestre, SCLC, Chiapas 29290. México.

Contenido

Capítulo 1	Introducción general	2
Capítulo 2	Models of regional and local stand composition and dynamics of pine-oak forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): theoretical and management implications <i>Miguel A. Zavala, Luis Galindo-Jaimes y Mario González-Espinosa</i> <i>En: A.C. Newton (ed.) 2007. Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America. CAB International.</i>	8
Capítulo 3	Variación espacial y temporal en la disponibilidad de la luz y el agua en el interior de los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, México	30
Capítulo 4	Supervivencia, crecimiento y patrones de asignación de biomasa en plántulas de pinos y encinos en relación a gradientes experimentales de luz y agua	49
Capítulo 5	Respuestas diferenciales de plántulas de pinos y encinos a la sombra y sequía	75
Capítulo 6	Conclusión general	103
	Literatura Citada	107
	Agradecimientos	117

1

Introducción general

La ecología vegetal presenta como una de sus interrogantes fundamentales, para el estudio de la dinámica de bosques, la de comprender los factores y mecanismos que le subyacen (Crawley 1986; Huston 1994; Hubbell 2001). Es importante entonces, entender y explicar qué factores controlan la distribución y abundancia de las especies (Grime 1979; Barton 1993). La idea detrás de esto es la observación de que para un gradiente dado, una especie tiende a ocurrir en una posición relativamente fija a lo largo de este gradiente (Grime 1979). Esto permite no sólo identificar y describir patrones de distribución de las especies a lo largo de esos gradientes principales (Ter Braak y Prentice 1988), sino también las fuerzas que controlan los límites de esta distribución y que en última instancia afectan la estructura y composición de la comunidad (Barton y Teeri 1993; Barton 1993).

Por otra parte, comprender los atributos que permiten a las plantas sobrevivir y crecer bajo un conjunto de condiciones ambientales es importante para identificar los mecanismos que controlan dichos patrones de distribución. De la misma manera, su conocimiento permite predecir cómo las plantas responden a perturbaciones naturales y antrópicas, las cuales cambian su ambiente. Es así que cada especie, posee adaptaciones especiales para un buen desempeño en el ambiente en que se desarrollan y poder así atenuar cambios que pueda experimentar. Es esta plasticidad la que determina los rangos ambientales en los que la especie puede crecer. Tilman (1988) y Smith y Huston (1989) proponen un conflicto (trade-off) entre tolerancia a la limitación de agua contra tolerancia a la limitación de luz, lo cual, podría resultar en cambios en la dominancia de las especies a lo largo de un gradiente de incremento en la humedad del suelo y decrecimiento de la luz. El conocimiento de las respuestas a los efectos combinados de la sombra y la sequía es importante para explicar la diferenciación de nicho en muchos bosques (Barton 1993; Sack y Grubb 2002). En el caso de las tasas de supervivencia, esta información es importante para la predicción del desempeño de las plántulas en un ambiente dado (Kobe 1999).

La investigación de la respuesta de las plantas a la heterogeneidad ambiental ha sido el tópico central para investigar la dinámica de las comunidades vegetales (Bazzaz 1979, 1996; Denslow 1980). Se han reconocido los factores abióticos y bióticos que juegan un papel importante en el desempeño de las especies (Harper 1977; Schupp 1995) y qué, respuestas diferenciales de las especies pueden tener consecuencias sobre la estructura y dinámica de la comunidad (Clark y Clark 1992; Kobe et al. 1995). Tilman

(1990) ha sugerido que dicha estructura y dinámica, en diferentes condiciones ambientales, puede ser explicada en términos de conflictos entre la tolerancia a diferentes recursos limitantes. En bosques tropicales y templados se ha investigado la coexistencia de especies basándose en la variación de la luz (Denslow 1980; Chazdon 1988), encontrándose una diferenciación particular para cada especie en la intercepción. Esta coexistencia o segregación de las especies puede basarse en un conflicto entre la tolerancia a la sombra y tasas de crecimiento altas en ambientes muy iluminados (Pacala et al. 1994). Las tasas de crecimiento son afectadas por la luz, la eficiencia de intercepción y por la eficiencia fotosintética. Estos factores son importantes para predecir el futuro del bosque; sin embargo, la supervivencia también juega un papel importante ya que sólo unos pocos juveniles sobreviven y llegan a ser adultos. En tal sentido se cree que estos sobrevivientes son los que han tenido el crecimiento más alto de la población (Bazzaz 1979; Kobe et al. 1995).

En muchas ocasiones se ha omitido el efecto directo de la disponibilidad de agua sobre la mortalidad, bajo el supuesto de que las diferencias en la tolerancia a la sequía de las especies están asociadas a las diferencias en crecimiento (Huston 1994). Sin embargo, se ha encontrado que diferencias en la tolerancia a la sequía son determinadas por variaciones interespecíficas en mortalidad más que por diferencias en crecimiento. Esto no sólo tiene consecuencias en aspectos fisiológicos de la tolerancia a la sequía, sino también en su relación con la tolerancia a la sombra, es decir, la relación entre tolerancia a la sombra y sequía puede depender de la importancia relativa del crecimiento y mortalidad y determinar la habilidad de la especie para tolerar recursos limitantes (Caspersen et al. 1999). Pacala et al. (1996) encuentran que bajo condiciones méxicas existe una trayectoria prolongada de las especies durante el curso de la sucesión, debido a un conflicto entre el crecimiento bajo alta iluminación y la supervivencia con luz escasa. Las especies que tienen alto crecimiento en iluminación alta dominan inicialmente, para después ser reemplazadas por especies que sobreviven mejor en luz baja. En contraste, grandes diferencias en mortalidad generan trayectorias de autosucesión en condiciones secas (Caspersen et al. 1999).

Los bosques de montaña neotropicales de Chiapas (bosques de roble o encino, bosques de pino-encino y bosques de neblina o mesófilo de montaña: Miranda 1952; Rzedowski 1978; Breedlove 1981) incluyen asociaciones compuestas por especies de origen tropical y templado. El dosel es dominado generalmente por pinos (*Pinus* spp.) y encinos o robles (*Quercus* spp.) en sitios relativamente secos y en las partes más húmedas por otras latifoliadas diferentes al encino. Presentan una época seca durante los meses de noviembre a abril, cuando el crecimiento es limitado por la disponibilidad de agua. Durante siglos los pobladores de la región han usado estos bosques influyendo en su estructura y composición, que sumado a cambios en los

patrones de uso del suelo, en las últimas décadas, reducen su cobertura e incrementan su fragmentación (Wagner 1962; González-Espinosa et al. 1995a; De Jong et al. 1999). El paisaje actualmente se presenta con bosques secundarios entremezclados con matorrales, pastizales y campos agrícolas permanentes (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000). Una tendencia observada en sitios previamente dominados por encinos es el reciente incremento de pinos, asociado con un decrecimiento en la riqueza de bejucos, lianas, arbustos y árboles del interior (González-Espinosa et al. 1995a,b, 2009); asimismo, presentan grandes variaciones de temperatura y humedad en su interior y los suelos son más compactos y menos fértiles (Romero-Nájera 2000; Galindo-Jaimes et al. 2002). Esta situación se cree que podría limitar la regeneración de las muchas especies arbóreas asociadas a ambientes generados por el dosel de encinos.

Aunque *Quercus* y *Pinus* representan dos grupos de especies, ecológica y biológicamente distintos (Rzedowski y McVaugh 1966; Rzedowski 1978; Vázquez G. et al. 1995), en los bosques de Los Altos de Chiapas estos grupos generalmente coexisten de manera espacial y temporal. Plántulas y juveniles de encinos son encontrados con frecuencia bajo doseles abiertos y dominados por pinos (Galindo-Jaimes et al. 2002) confirmando el efecto favorable de la sombra intermedia reportado para estudios de germinación y establecimiento de este género (Cabrera García et al. 1998; Bonfil y Soberón 2000; Camacho-Cruz et al. 2000; López-Barrera y González-Espinosa 2001). Además, las plántulas de encino pueden también germinar y establecerse en áreas abiertas, incluyendo campos abandonados, pastizales y áreas arbustivas (González-Espinosa et al. 1991, Ramírez-Marcial et al. 1996). Por otro lado, las especies de pino no se regeneran bajo doseles cerrados dominados por encino, pero sus plántulas y juveniles pueden ser abundantes en áreas abiertas y llegar a establecerse bajo doseles abiertos dominados por pinos, además de mantener altas tasas de crecimiento en dichas áreas.

En este estudio se tuvo el interés de investigar la idea de que en regiones densamente pobladas la composición y estructura de los bosques secundarios es el resultado de la interacción entre los patrones de uso del suelo (perturbación) y atributos (biológicos, morfológicos y fisiológicos) de las especies (Hong et al. 1995; Vetaas 1997; González-Espinosa et al. 2006, 2007, 2008). La investigación está centrada en las posibles diferencias en supervivencia y crecimiento de plántulas de varias especies de pino y encino como respuesta a la variación ambiental (generada de manera natural o antrópica), la cual puede ser crítica para el reclutamiento temprano de las especies y tener consecuencias sobre la composición, estructura y dinámica del bosque (Kobe et al. 1995; Kobe 1999). Se ha reportado que la dinámica de la comunidad, puede ser controlada por estadios específicos como el de plántula, cuando aún no se tiene un desarrollo completo del sistema radicular y

adaptaciones de tolerancia; el desempeño en la etapa juvenil depende de la habilidad para competir por los recursos (Shupp 1995). Esto ha sugerido que en los primeros años de vida las variaciones en la obtención de recursos pueden llevar a patrones de reemplazo entre las especies, y que este proceso de reemplazo secuencial puede ser explicado en términos de la tolerancia a diferentes recursos limitantes (Tilman 1982, 1990). Brokaw y Busing (2000) mencionan que para demostrar la coexistencia de las especies mediante la diferenciación de los nichos es necesario confirmar tres premisas: (1) la existencia de un gradiente en la disponibilidad de recursos, (2) que el desempeño de las especies sea diferente a lo largo de este gradiente y (3) que existan conflictos entre los diferentes componentes del desempeño de las especies que expliquen su posición a lo largo del gradiente. Si alguna de estas premisas no se cumple, se sugiere entonces que eventos oportunistas o estocásticos (por ejemplo dispersión limitada) son más importantes en determinar la composición y diversidad de especies (Hubbell et al. 1999).

El objetivo general de esta investigación fue el de estudiar los factores y procesos que controlan la dinámica de los bosques de montaña en Los Altos de Chiapas, México. De manera específica se estudiaron: (1) los patrones de distribución de dos grupos de especies (pinos y encinos) de alta relevancia estructural en los bosques de la región; (2) los patrones de regeneración de los grupos de especies representativos en los bosques de pino-encino; (3) la variación y disponibilidad de la luz y el agua en el interior de los bosque de pino-encino; y (4) el desempeño en supervivencia y crecimiento de las plántulas de pino y encino a lo largo de gradientes experimentales de luz y agua.

Para lograr los objetivos se combinaron análisis de factores y procesos a diferentes escalas espacio-temporales, utilizando datos de campo, datos experimentales y el uso de modelos estadísticos. En un primer momento se analizan los patrones de distribución y abundancia de pinos y encinos asociados a gradientes climáticos, además del análisis del estado de regeneración de las principales especies en los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, y la modelación de los cambios temporales en composición, de dichos bosques, a nivel del rodal (**Capítulo 2**). Con ello se discute sobre la oportunidad de la coexistencia o segregación de las especies de pinos y encinos y sobre los posibles factores y mecanismos que estructuran y organizan a estos bosques. Un segundo momento de la investigación describe y analiza la variación, espacial y temporal, de la luz y la humedad en el suelo, presentes en tres sitios con asociaciones vegetales con diferente dominancia de pinos y encinos en el dosel (**Capítulo 3**). Se investiga, mediante modelos geoestadísticos a nivel de rodal, sobre la ocurrencia de gradientes lumínicos e hídricos promovidos por su variabilidad y heterogeneidad en espacio y tiempo; además, se discute su papel limitante en el reclutamiento temprano de las

especies arbóreas en los bosques de pino-encino. En el tercer y último momento de esta investigación se analiza la respuesta individual de seis especies de pinos y encinos ante gradientes experimentales de luz y agua y su efecto combinado. Se estudia experimentalmente la respuesta de dichos grupos de especies a los recursos presentes en bosques manejados (entre 25 y 100% de luz; **Capítulo 4**) y los presentes en bosque relativamente maduros y que aun se presentan como remanentes en la región de estudio (entre 8 y 25% de luz; **Capítulo 5**). Se describe la influencia de la luz y el agua sobre la supervivencia y crecimiento de estas especies y se discuten los atributos y el desempeño de las especies.

La tesis está estructurada en seis capítulos; seguido de este **Capítulo 1** introductorio se presenta el **Capítulo 2** en el cual es de interés investigar los factores que controlan la distribución de especies arbóreas de bosques de montaña en Los Altos de Chiapas, México y discutir sobre los procesos y mecanismos involucrados: perturbación, disponibilidad de agua, facilitación y competencia. Se formulan dos preguntas: (1) ¿están los patrones de distribución y abundancia de las especies correlacionados con gradientes ambientales relacionados con la disponibilidad de agua (espacial) y luz (temporal)?, y (2) ¿cuáles son los procesos y los posibles mecanismos involucrados?. Como objetivos específicos se formularon: (1) documentar los patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas sobre gradientes climáticos; (2) describir el estado actual de la regeneración de los grupos de especies representativos de los bosques de pino-encino; y (3) investigar sobre el desarrollo de la comunidad en relación a los patrones de reclutamiento observados.

En el **Capítulo 3** se describe el ambiente lumínico e hídrico que se presenta en bosques secundarios de pino-encino de Los Altos de Chiapas con el objetivo general de documentar en espacio y tiempo las condiciones de luz y humedad en el suelo en relación a la composición y estructura de las comunidades vegetales desarrolladas en la región. Una pregunta de interés en este estudio es si ¿existe variación espacial y temporal en la disponibilidad de los recursos lumínicos e hídricos al interior de los bosques de pino-encino, y si dicha variación puede conformar gradientes en dichos recursos?. Específicamente se describen los niveles de luz y el contenido de humedad en el suelo al interior de bosques con variable dominancia de pinos y encinos en el dosel; y se utiliza la modelación para estudiar los patrones espaciales y temporales de distribución de los recursos lumínicos e hídricos.

En los **Capítulos 4 y 5** la investigación se centra en el impacto de la luz y la sequía sobre la supervivencia, el crecimiento y los patrones de asignación de biomasa en plántulas de *Pinus* y *Quercus* representativas de los bosques de la región. Particularmente, se pretende: (1) describir la supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa de las plántulas con relación al gradiente

experimental de luz y agua disponible; (2) estimar la probabilidad de muerte de las plántulas en función de la luz y agua; y (3) investigar si la respuesta de las especies implica un conflicto entre la tolerancia a la sombra y la resistencia a la sequía, entre la supervivencia en iluminación baja y el crecimiento en alta iluminación y entre el crecimiento en condiciones de luz escasa y el crecimiento en condiciones de alta iluminación.

El **Capítulo 6** da cuenta de las conclusiones generales, que giran alrededor de la identificación de factores y mecanismos que determinan la estructura y dinámica de los bosques de montaña en Chiapas. Se discuten desde una perspectiva de la diferenciación de los nichos las evidencias mostradas por los patrones de distribución de las especies de pinos y encinos a gran escala (gradientes climáticos) y los mostrados a escala local (de rodal o sitio) a través de los patrones de reclutamiento utilizados para modelar la estructura y composición de la comunidad. Asimismo, se discute la importancia de la disponibilidad lumínica e hídrica y las respuestas diferenciadas que a nivel individual muestran las especies de pino y encino hacia estos recursos limitantes y que determinan su establecimiento, crecimiento y supervivencia. Finalmente, se discuten los atributos y estrategias asociadas a la tolerancia a condiciones limitantes como la luz y agua que contribuyen a la coexistencia o segregación de las especies de pino y encino y que pueden influir en la estructura y organización de los bosques en la región.

2

Models of regional and local stand composition and dynamics of pine-oak forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): theoretical and management implications

Miguel A. Zavala, Luis Galindo-Jaimes y Mario González-Espinosa

Resumen

Un buen análisis, a largo plazo, de las implicaciones de la fragmentación y la pérdida de hábitat sobre la biodiversidad forestal, requiere la identificación de los mecanismos subyacentes de la estructura y la composición del bosque. En este capítulo, se recopila evidencia empírica y teórica de varios estudios a múltiples escalas llevados a cabo en Los Altos de Chiapas, para proponer posibles mecanismos que subyacen a los patrones observados de la riqueza de especies arbóreas. De acuerdo con una perspectiva de nicho, los patrones de segregación y la coexistencia de especies arbóreas a una escala regional, proporcionan evidencia parcial de la diferenciación de nicho a lo largo de gradientes ambientales. También los patrones de reclutamiento y los modelos markovianos de la composición del rodal, parametrizados a escala local, sugieren una diferenciación de nicho y una dinámica de sucesión predecible, con la convergencia hacia un bosque dominado por un dosel de hojas anchas. Sin embargo, tanto la escala de variación espacial, no representada en los modelos regionales de la composición de rodal y la existencia de dinámicas locales previsibles de sucesión asociados con gremios en lugar de especies (pinos, encinos, latifoliadas del dosel y latifoliadas del interior) apoyan la idea de procesos neutrales operando dentro de los gremios o grupos funcionales. Estos resultados sugieren que desde el punto de vista teórico, los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas son un estado intermedio entre bosques tropicales húmedos muy diversos y bosques templados de pino-encino más simplificados, con segregación y coexistencia entre un número determinado de grupos funcionales o gremios, pero también con mecanismos neutrales dirigiendo la composición de la comunidad en escalas más locales. Desde una perspectiva de manejo, además de la preservación de fragmentos de gran tamaño (como se deduce de las teorías neutrales), el área de bosque conservado o restaurado debe incluir un amplio número de hábitats forestales representativos (como se deduce de una perspectiva de nicho) dispuestos de manera que la proximidad espacial entre fragmentos y la conectividad sea máxima.

10

Models of Regional and Local Stand Composition and Dynamics of Pine–Oak Forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): Theoretical and Management Implications

M.A. ZAVALA, L. GALINDO-JAIMES AND M. GONZÁLEZ-ESPINOSA



Open canopy of pine–oak forest in the Highlands of Chiapas, Mexico. Photo: Mario González-Espinosa

Summary

A sound analysis of the long-term implications of fragmentation and habitat loss for forest biodiversity requires the identification of the mechanisms underlying forest structure and composition. In this chapter we compile evidence from several multi-scale empirical and theoretical studies conducted in the Central Highlands of Chiapas to propose possible mechanisms underlying observed tree species richness patterns. In agreement with a niche-based perspective, tree segregation and coexistence patterns at regional scales provide partial evidence of niche differentiation along environmental gradients. Also recruitment patterns and Markovian models of stand composition parameterized at local scales suggest differential regeneration niches and a predictable successional dynamics with convergence towards a forest dominated by a broadleaved canopy. However, both the scales of unaccounted spatial variation in regional models of stand composition and the existence of predictable local successional dynamics associated with guild groups rather than species (pines, oaks, canopy broadleaves and understorey broadleaves) support the idea of neutral processes operating within guilds or functional groups. These results suggest that from a theoretical point of view pine-oak forests of the Highlands of Chiapas are an intermediate stage between highly diverse humid tropical forests and more simplified pine-oak temperate forests, with segregation and coexistence among a given number of functional groups or guilds, but also with neutral mechanisms driving community composition at more local scales. From a management perspective, in addition to the preservation of large fragments (as implied from neutral theories), the forest area preserved or to be restored should include a representative array of forest habitat types (as implied from a niche-based perspective) arranged so that spatial proximity among fragments and connectivity is maximized.

Introduction

A sound analysis of the long-term implications of fragmentation and habitat loss for forest biodiversity requires the identification of the mechanisms underlying forest structure and composition (e.g. Chave and Norden, 2007). In recent decades, much of the debate has focused on two seemingly opposed views regarding the mechanisms maintaining biodiversity in plant communities (e.g. Chave, 2004; Purves and Pacala, 2005). On one side, a number of widely accepted models of plant community assembly have been inspired by the niche concept. These attempt to explain species segregation or coexistence in terms of differences in species responses to environmental heterogeneity and habitat spatial structure. Examples include, among others, models considering partitioning of resource heterogeneity (Pacala and Tilman, 1994) or environmental variability (Chesson, 2000), trade-offs between competitive and colonization ability (Levins and Culver, 1971), and Janzen–Connell density-dependent effects based on a hypothetical advantage of rare species to pest damage (Janzen, 1970). Alternatively, the so-called neutral theories assume that all individuals in a community are equivalent with respect to their prospects of survival and reproduction (Hubbell, 2001, 2005). Stochastic individual-level processes result in emergent community-level patterns that are in close agreement with patterns of community structure found in many species-rich communities.

Lack of consensus regarding the fundamental mechanisms underlying the maintenance of forest community structure largely restricts our capability to evaluate current threats to biodiversity in the face of global change. The reconciliation of these two seemingly contrasting viewpoints is in part hampered by mathematical and methodological challenges (Chave, 2004) but, more impor-

tantly, because of a lack of integration between current theoretical models and experimental and field observations. There is therefore a critical need for studies conducted in specific forest ecosystems that allow us to test predictions from theory and the underlying assumptions of such theory.

Tropical montane mixed pine–oak forests of the Central Highlands of Chiapas (southern Mexico) and Guatemala exhibit remarkable species richness in relation to temperate pine–oak ecosystems in the northern latitudes. In the Highlands of Chiapas some 350–400 tree species have been recorded around an area of approximately 11,000 km², including 11 pine and 23 oak species (Alba-López *et al.*, 2003; González-Espinosa *et al.*, 2006). This situation contrasts with other pine–oak-dominated regions in Europe, North America and Asia, where the number of coexisting oak and pine species is much lower. Area, water and energy availability are considered major determinants of species biodiversity worldwide (Currie and Paquin, 1987; Adams and Woodward, 1989). Nevertheless, biogeographical mechanisms associated with post-glacial migration and species colonization potential also now appear as critical determinants of biodiversity loss in temperate regions, particularly in Europe (Bennett *et al.*, 1991; Hawkins and Porter, 2003). In contrast, in the Central Highlands of Chiapas, as in much of Mexico, high biodiversity may be explained by the confluence of the Neotropical and the Holarctic biogeographical regions, and by the absence of significant barriers to latitudinal tree migration (Breedlove, 1981; Rzedowski, 1993). This suggests that stochastic-driven processes may operate alongside niche-based mechanisms to maintain species richness in this highly diverse region. Under the current conditions of high rates of habitat fragmentation and loss, understanding the mechanisms underlying these patterns becomes a critical issue (Ochoa-Gaona and González-Espinosa, 2000; Chave and Norden, 2007).

In this chapter we compile evidence from several ongoing empirical and theoretical studies to support or reject evidence of mechanisms supporting neutral theories of forest community structure; we also propose possible mechanisms underlying observed patterns of segregation and coexistence of pine and oak species. First, we investigate whether, as expected from a niche-based perspective, pine and oak species segregate along environmental gradients, and whether environment–species dependencies can account for observed spatial aggregation patterns. Second, we test for functional equivalence among selected pine and oak species in the regeneration niche by examining recruitment patterns under different forest microsites and canopy tree species; we also evaluate the dynamical consequences of observed recruitment patterns on long-term forest stand composition with simple Markovian stochastic models (Horn, 1975; Usher, 1981, 1992). Finally, we discuss the theoretical implications of these findings in relation to niche and drift-based viewpoints, as well as potential implications for forest management and conservation.

Regional Patterns of Pine–Oak Distributions

Correlational studies among community structure and environment (e.g. direct gradient analyses) have been the most widespread approach to investigating patterns in plant community structure worldwide (Whittaker, 1975). If patterns

of community structure repeat in relation to a given environmental gradient independently of the geographical locality, this would suggest that common niche-based underlying mechanisms may be responsible (Tilman, 1988). Conversely, lack of consistent patterns may reflect a predominant role of random non-deterministic processes in shaping community structure.

The distribution patterns of selected pine and oak species in the Highlands of Chiapas can be explored through a simple non-linear regression model (logistic regression) in which the probability of finding a given species at a point is governed by a binomial process. We can then investigate the likelihood of various models in which the probability of success (finding a given species) is a function of the environment. In this way we can test the likelihood of environmental dependency in species distributions in relation to randomly generated patterns.

Forest inventory plots in the Highlands of Chiapas are still limited in number and are inadequate for developing an accurate cartographic description of current tree distributions. To circumvent this problem we interpolated a probability distribution surface for each species based on a limited number of floristic inventories (a total of 666 plots obtained during 1995–2004). First we parameterized the logistic models (modelling species probability of occurrences as a function of environmental variables) and we computed semi-variograms of model residuals to investigate the scale of unexplained spatial variation. The combination of maps of predicted probabilities produced by the regression model and spatial variability allowed us to develop continuous models of the probability of encountering a given species at a point (Figs 10.1 and 10.2). For simplicity we targeted 12 pine and oak species that are major structural components of forest communities in this region: *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*, *P. devoniana*, *P. montezumae*, *P. oocarpa* var. *oocarpa*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii*, *Quercus candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. crispipilis*, *Q. laurina*, *Q. rugosa* and *Q. segoviensis*. We used elevation and rainfall in January (dry season) as environmental drivers (INEGI, 1984a, b, 1985).

The results from the model show that seven out of the 12 species considered were concentrated in the Central Highlands of Chiapas: *P. ayacahuite*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina* and *Q. rugosa*. These species, along with *Q. crispipilis*, which appears widely distributed across the study area, were often found in mixed stands for altitudes above 2000m. *P. devoniana*, *P. oocarpa* and *Q. segoviensis* occupied the south-east of the studied area, associated with sites lower in elevation (1500–2000m) and with a lower precipitation. Finally, *Q. candicans* was found in the north-west region, occupying lower (1500–2000m) and moister sites because of the interception of moist north winds (Figs 10.1 and 10.2).

Patterns of Recruitment in Relation to Forest Type and Tree Cover

A complementary approach to investigating differential niche regeneration strategies is to examine patterns of establishment and sapling abundance under different microsites in the field. Both seedling and sapling stages have been shown to have a disproportionate effect on the stand dynamics and composition of temperate deciduous (Kobe *et al.*, 1995) and other pine–oak forests (Zavala, 1999; Zavala and Zea, 2004). Specifically, we classified forest fragments

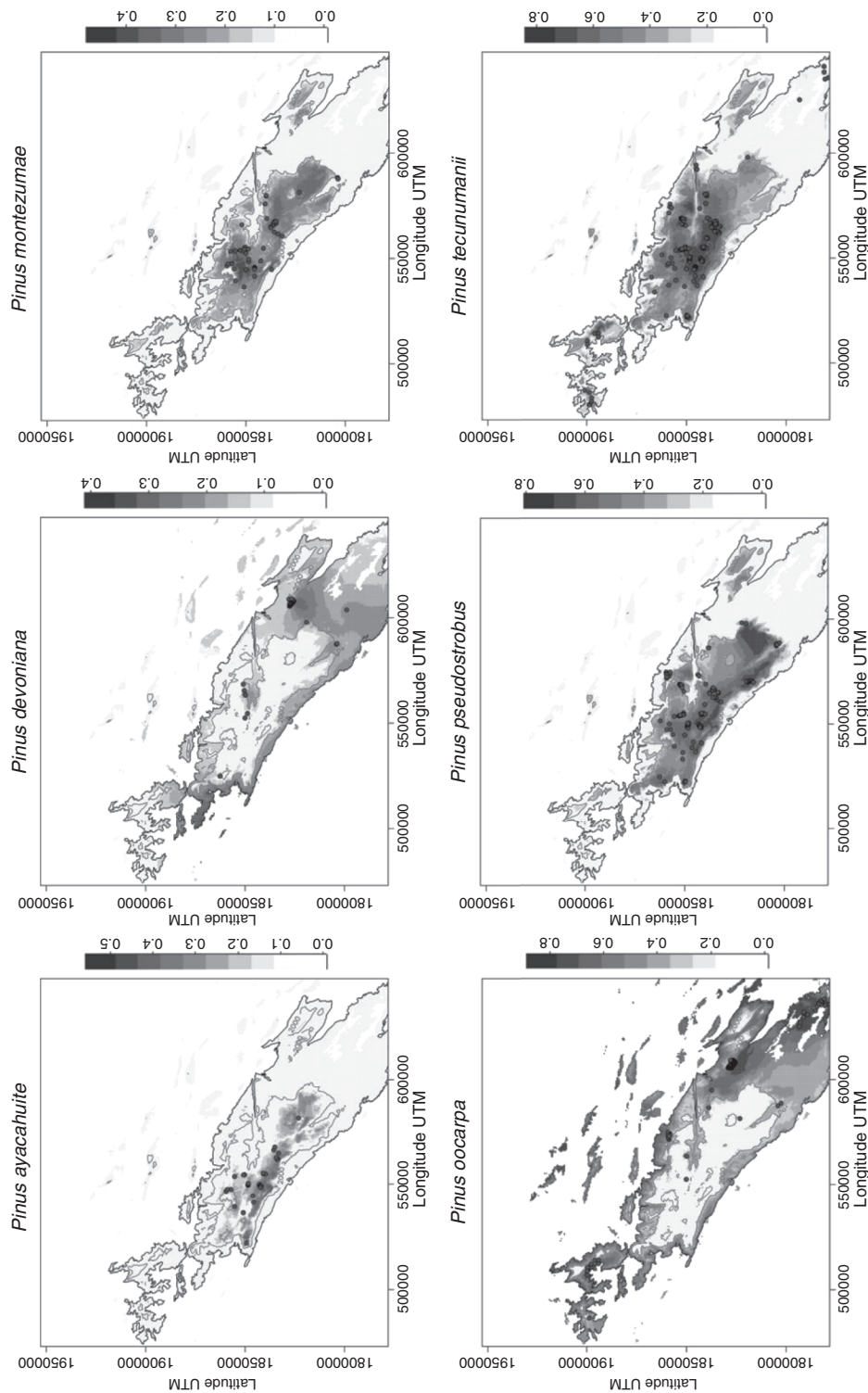


Fig. 10.1. Spatialized predictions of probability of occurrence for *Pinus* spp. in the study area. Solid points show floristic inventories where a given species is present. Grey tones indicate probability of occurrence according to the predictions of the logistic model (tone scale is shown along the vertical right axis).

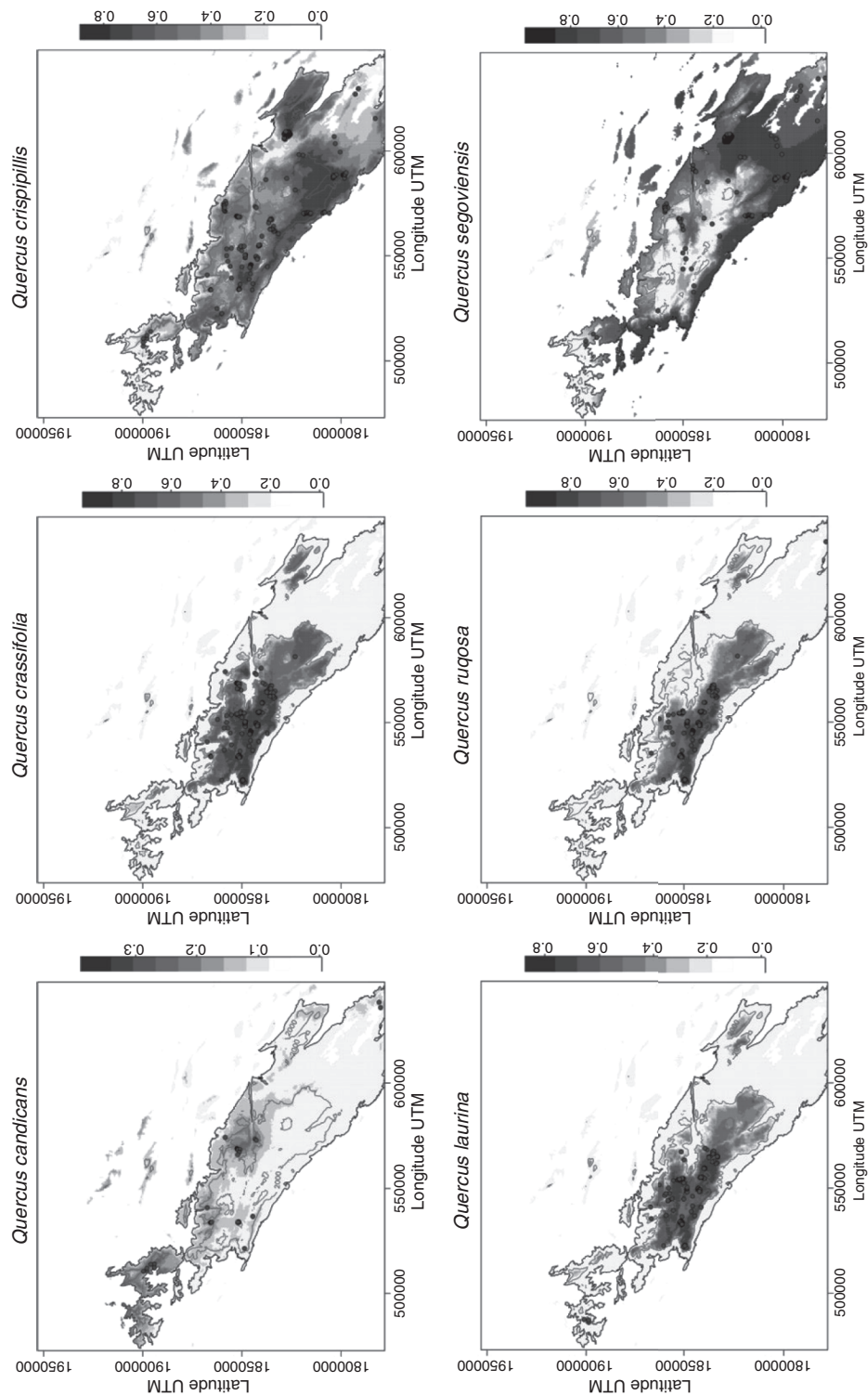


Fig. 10.2. Spatialized predictions of probability of occurrence for *Quercus* spp. in the study area. Solid points show floristic inventories where a given species is present. Grey tones indicate probability of occurrence according to the predictions of the logistic model (tone scale is shown along the vertical right axis).

according to pine–oak dominance as pine-dominated (P), mixed pine–oak (PO) and oak-dominated (O) stands; we grouped species as pines (P), oaks (O), broadleaved canopy dominant (CB; height >20 m), and other understorey broadleaved species (UB; height <20 m). We set 60 transects (50 m long) across fragments (4–5 transects separated 10 m from each other in each forest type), and recorded seedlings (height <50 cm) and saplings (height >50 cm and dbh <5 cm) of each species. We also selected canopy trees (dbh >20 cm) around 1 m at each side of the transect, and established a 3-m area of influence around each of them under which we estimated seedling and sapling density.

Pines only regenerated in pine-dominated fragments (P), but oaks (O) and understorey broadleaved species (UB) also showed a high regeneration in pine-dominated stands (P). Oak-dominated stands (O) supported regeneration for both canopy (CB) and understorey (UB) broadleaved species. The best setting for CB and UB regeneration was in protected sites under their own crowns, where they exhibited a higher density of juveniles and tended to monopolize regeneration (Fig. 10.3). When forest type was considered, we observed that understorey broadleaved species (UB) could regenerate in either forest type (although with variation in composition), while broadleaved species (CB) preferentially regenerated in oak-dominated stands (Fig. 10.4).

These trends were statistically tested with a log-linear analysis that examined which factors influence seedling and sapling occurrence for a given group (pines, oaks, and canopy or understorey broadleaved species). Categorical factors in the analyses included forest type (F), canopy species above the seedling or sapling (C), age or size (E) (seedling or sapling) and species (G) (of the seedling or sapling individual). The best fit to the data (best model, FCE, FCDG, EG, $\chi^2 = 25.11$, $df = 33$, $P = 0.84$) suggests that regeneration composition is a function of the stage (seedling or sapling) considered, but that this relationship is also a function of both forest type (F) and canopy species (C). This analysis also confirms that the presence of either seedlings or saplings of a particular species appears clearly differentiated in each forest type (pine, $\chi^2 = 23.54$; pine–oak, $\chi^2 = 37.15$ and oak, $\chi^2 = 138.11$) and canopy species (pine, $\chi^2 = 50.81$; oak, $\chi^2 = 58.57$; canopy broadleaved, $\chi^2 = 39.51$ and understorey broadleaved, $\chi^2 = 56.95$). Therefore, occurrence of both pine and oak seedlings and saplings takes place in pine forests and under pine individuals, while broadleaved juveniles tend to be found in oak- and other broadleaved-dominated forests (Fig. 10.5).

Recruitment Patterns and Stand Dynamics

The dynamical consequences of recruitment patterns for stand dynamics and composition can be easily explored with a Markov model, which assumes that the probability of replacement of one canopy-dominant species by another is proportional to the density of juvenile individuals of the latter (Horn, 1975). The transition matrix that evaluates the probability of replacement across species combinations is then multiplied by a vector that represents initial stand composition, t (in our case based on species-specific basal area; Galindo-Jaimes

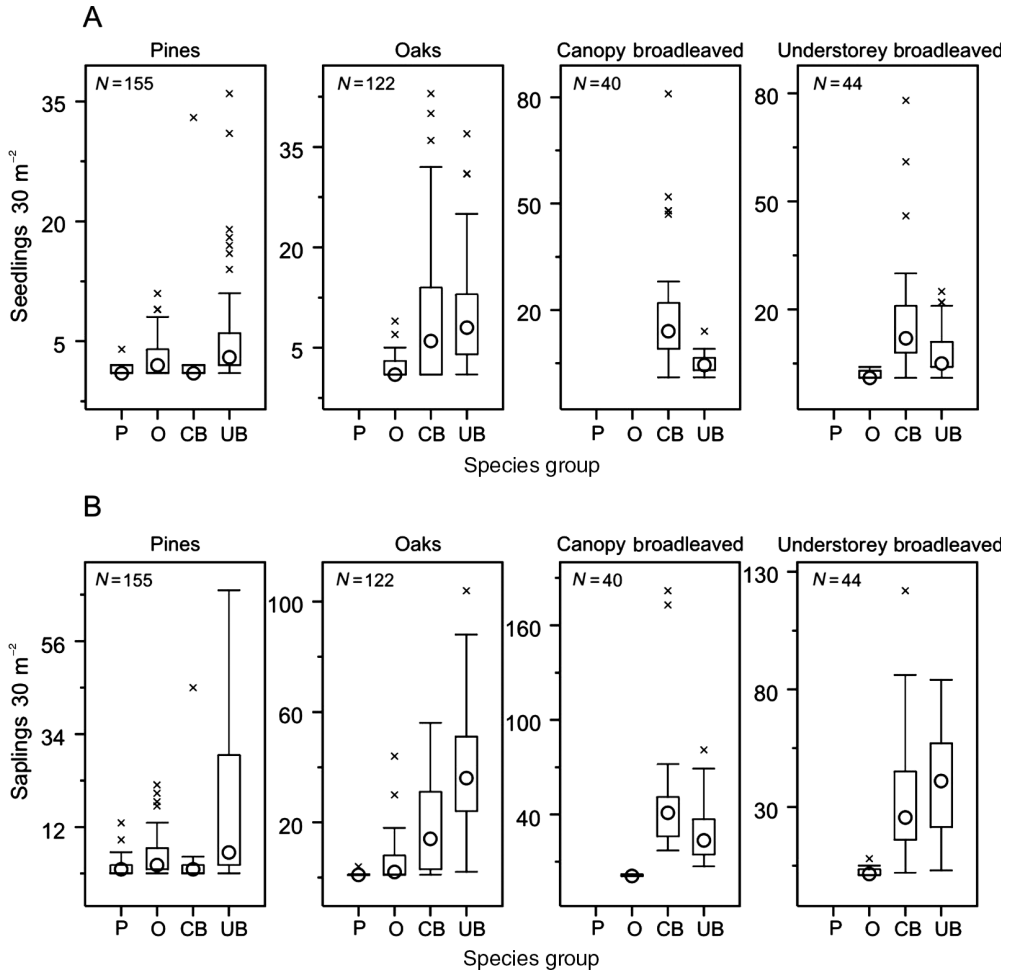


Fig. 10.3. Seedling (A) and sapling (B) density for four functional groups of tree species (P = pine species, O = oak species, CB = canopy broadleaved species, UB = understorey broadleaved species) found under different types of canopy dominant individuals (pines, oaks, canopy broadleaved and understorey broadleaved), *N* = number of trees sampled (30 m²).

et al., 2002). The resulting product is another vector representing the expected stand composition at the next generation $t+1$ (the generation time is the time that a tree can remain as a canopy dominant, or maximal age, which we assume to be 100–120 years; González-Espinosa *et al.*, 1991). Successive multiplication of this vector by the transition matrix allows us to investigate the existence of an equilibrium or ‘climax’ state. The direction and intensity of the changes can also be evaluated analytically by inspection of the dominant eigenvalue (this type of probability matrix necessarily includes one as a dominant eigenvalue). If this value appears more than once, it indicates the existence of several absorbent states, or, in biological terms, multidirectional succession or polyclimax (Horn, 1975; Usher, 1981, 1992).

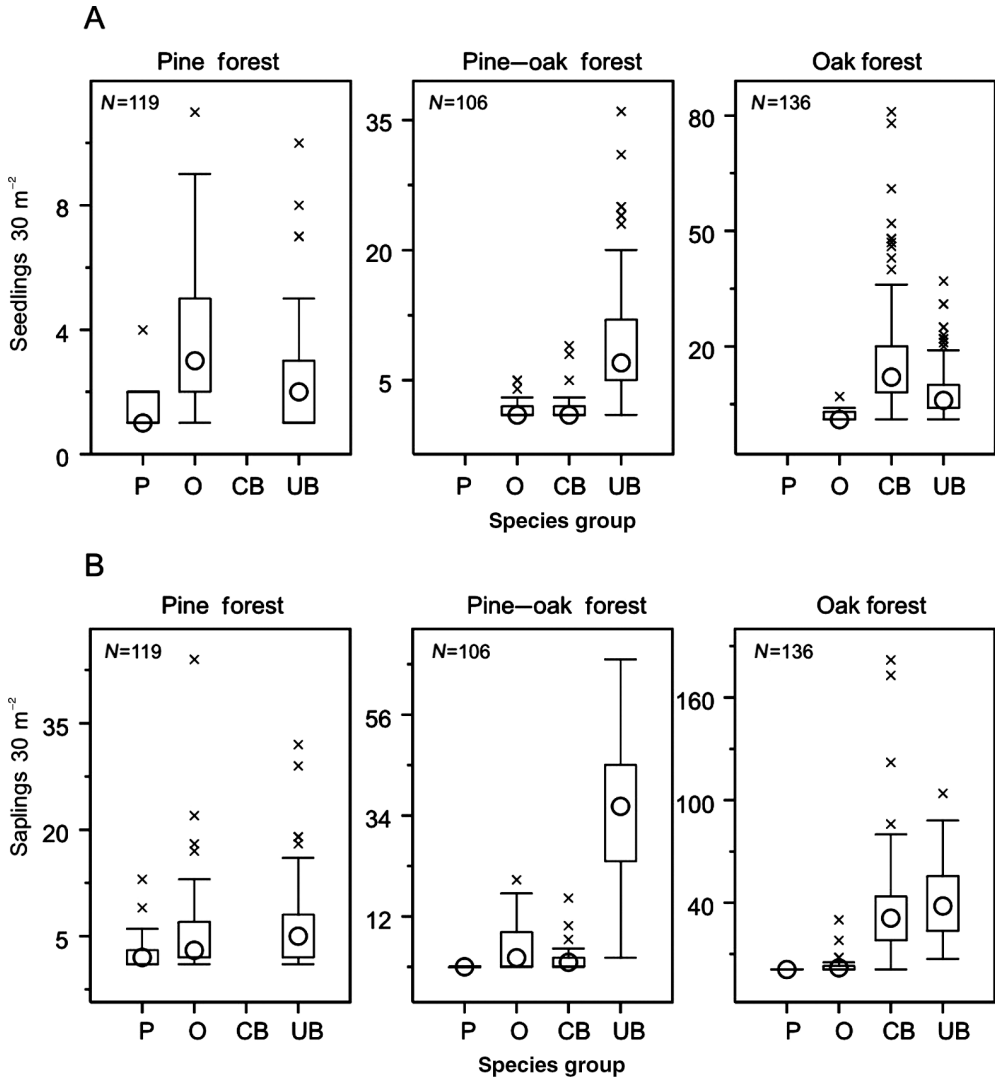


Fig. 10.4. Seedling (A) and sapling (B) density for four groups of tree species (P = pine species, O = oak species, CB = canopy broadleaved species, UB = understorey broadleaved species) found under different forest types according to relative pine–oak dominance (pine forest, mixed pine–oak forest, oak forest), N = number of trees sampled (30 m²).

We used the same data set described in the previous section to parameterize a transition matrix for these stands. Specifically, we counted all the seedlings and saplings beneath a 3-m area of influence of selected canopy trees (dbh > 20 cm) located around 1 m at each side of the transect. We constructed a matrix in which each element indicates the proportion of saplings of each species (rows) under each species (columns). According to the matrix, seedlings and saplings more frequently found under oak forests were *Persea americana*, *Styrax argenteus*, *Oreopanax xalapensis* and *Prunus rhamnoides*. *O. xalapensis*,

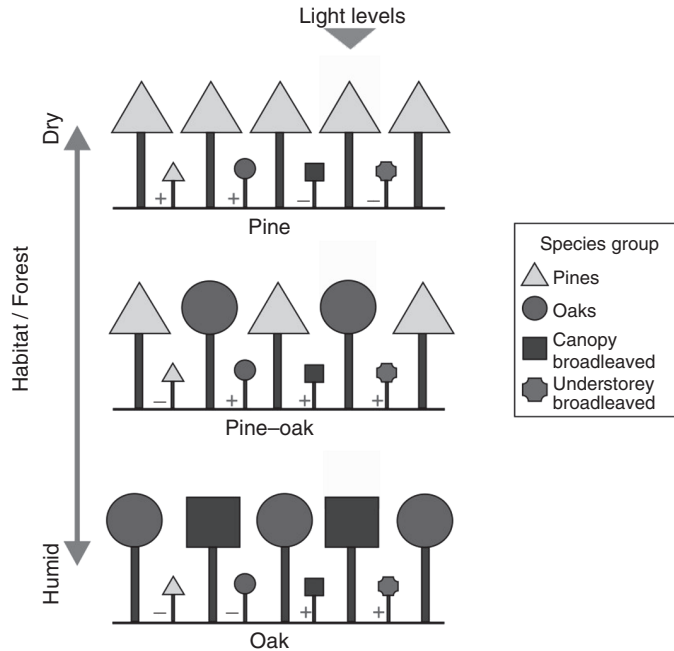


Fig. 10.5. Variation in forest regeneration patterns as a function of canopy stand structure along a water availability–land-use gradient (see Romero-Najera, 2000; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002). Small trees represent seedlings and saplings and larger trees indicate canopy dominant trees. Groups of species are represented by different canopy symbols (triangle, pines; circle, oaks; square, canopy broadleaved; cross, understorey broadleaved).

Rapanea juergensenii, *Ternstroemia lineata* and *Q. laurina* were the species most frequently found in the understory of pine–oak forests. Finally, regeneration in pine forests was dominated by seedlings and saplings of *Q. laurina*, *Q. crassifolia*, *R. juergensenii* and *T. lineata*. The probability of occurrence (transition matrix) for juveniles of 20 tree species is shown in Table 10.1. Self-replacement probability is low within the genus *Pinus* (< 0.15), as well as replacement of pines by broadleaves other than *Quercus* (< 0.17). In contrast, *Quercus* seedlings and saplings exhibit a 0.67 probability of replacing pines. Probability of replacement of *Quercus* species by *Pinus* is very low (0.02) and *Quercus* self-replacement probabilities were also rather low (< 0.17). Broadleaved tree species other than *Quercus* with highest probabilities to recruit under pines and oaks were *P. americana* and *S. argenteus* (0.14–0.45), and self-replacement probabilities or probabilities of replacement by other broadleaved trees were relatively high (0.20–0.80). Understorey broadleaved species exhibit both low self-replacement probabilities and low frequencies under oaks.

Projections of both the seedling and sapling matrices (only data from the sapling matrix are shown) predict long-term competitive exclusion of *Pinus*, *Quercus* and other broadleaved trees species such as *Alnus acuminata* and

Table 10.1. Transition matrix for seedlings (A) and juveniles (B). Matrix coefficients represent the probability of replacement for each canopy tree species (the first 12 species) and understory species (the last eight species). Species are given their Latin names (first column) and Latin name abbreviation (first row). The bold figures highlight self-replacement values for each species (matrix diagonal).

	A. Seedlings																			
	PAY	PMO	PPS	PTE	QAC	QCR	QLA	QRU	CMA	PAM	SAR	OBE	MSH	CTH	CDI	RSH	PRH	ZME	AAC	CGU
<i>Pinus ayacahuite</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pinus montezumae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.34	0.32	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.05	0.02	0.00	0.00
<i>Pinus pseudostrobus</i>	0.00	0.00	0.07	0.00	0.01	0.33	0.11	0.17	0.06	0.17	0.03	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.00	0.01	0.00	0.00
<i>Pinus tecunumanii</i>	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.30	0.30	0.07	0.00	0.07	0.02	0.00	0.01	0.04	0.02	0.05	0.04	0.01	0.00	0.00
<i>Quercus acatenangensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.00	0.00	0.00	0.33	0.07	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.11	0.00	0.04	0.00	0.00
<i>Quercus crassifolia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.13	0.00	0.00	0.53	0.07	0.00	0.01	0.01	0.00	0.07	0.18	0.00	0.00	0.00
<i>Quercus laurina</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.02	0.63	0.11	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.12	0.00	0.00	0.00
<i>Quercus rugosa</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.05	0.59	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.05	0.09	0.00	0.00	0.00
<i>Clethra macrophylla</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.88	0.07	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Persea americana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.82	0.12	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00
<i>Styrax argenteus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.65	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>Olmedella betschleriana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.52	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00
<i>Magnolia sharpii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.77	0.16	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.04	0.00	0.00	0.00
<i>Cleyera theaeoides</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.79	0.10	0.00	0.00	0.00	0.02	0.04	0.04	0.00	0.00	0.00
<i>Cornus disciflora</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.58	0.22	0.00	0.01	0.00	0.01	0.02	0.12	0.00	0.00	0.00
<i>Rhamnus sharpii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Prunus rhamnoides</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.82	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00
<i>Zanthoxylum melanostictum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
<i>Alnus acuminata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>Citharexylum donnell-smithii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.83	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Continued

Olmediella betschleriana by canopy broadleaved trees such as *P. americana* and *S. argenteus*, which show the highest values at equilibrium (25–60%; Fig. 10.6). In contrast, understorey broadleaved species that are not completely excluded, such as *Cleyera theaeoides* and *Citharexylum donnell-smithii*, remain in the community, but with very low abundances. Other understorey broadleaves, such as *Magnolia sharpii*, *Cornus disciflora*, *P. rhamnoides*, *Ramnus sharpii*,

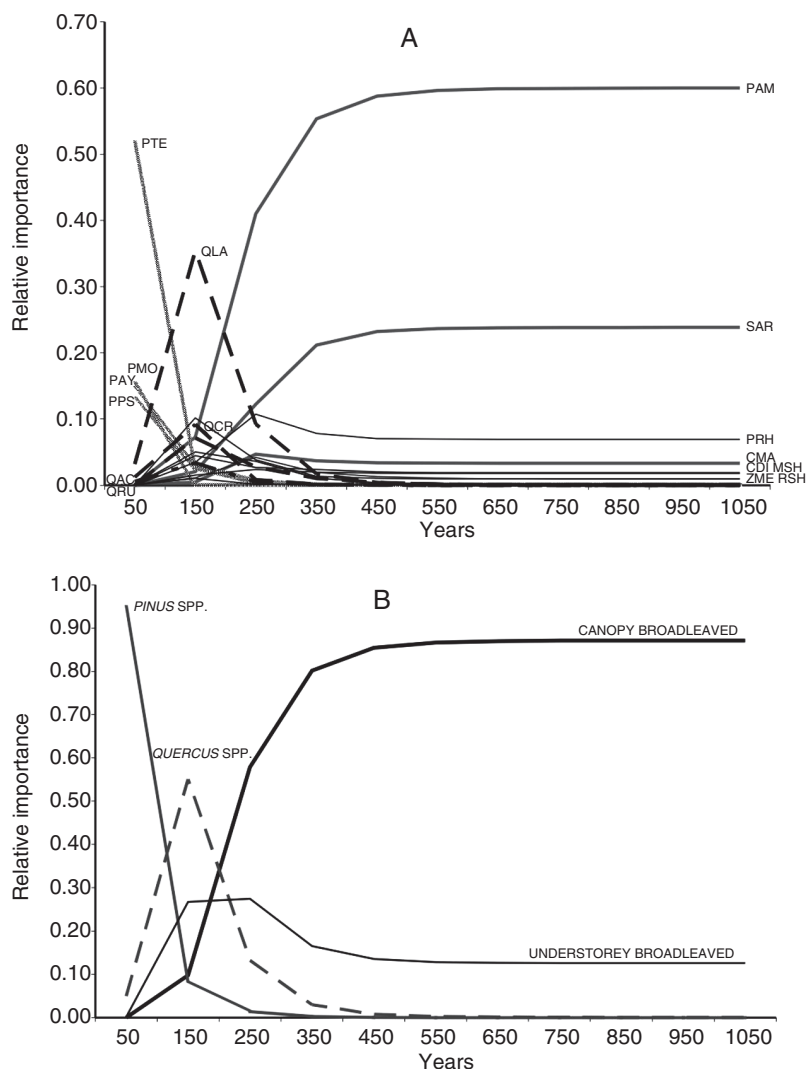


Fig. 10.6. Projections of the transition matrix over time (100 years per generation) until equilibrium is reached. (A) Dynamics of 20 canopy and understorey species. Species names are given by their Latin name abbreviation. (B) Dynamics of the four species groups as defined in the text (*Pinus* spp., *Quercus* spp., canopy broadleaved species, understorey broadleaved species).

Zanthoxylum melanostictum and canopy broadleaved *Clethra macrophylla* show higher abundances but without achieving dominance (individually these can reach values below 0.1 and altogether can comprise up to 15% of stand composition; Fig. 10.6).

Predicted equilibrium or climax state matches the stand structure and composition observed in remnant old-growth forest stands in mesic sites of the study region. This suggests that in some mesic localities, and with long periods without major disturbances, current mixed pine–oak forests could be eliminated and replaced by broadleaved canopy dominant species. Yet these mesic sites are rather scarce in the study region and seem to be concentrated in the northern highland region. There, species of *Persea*, *Styrax*, *Clethra*, *Olmediella*, *Podocarpus*, *Weinmannia*, and even *Quercus acatenangensis* and *Q. laurina* can dominate the canopy (Ramírez-Marcial *et al.*, 2001).

Challenges for the Development of a Mechanistic Theory of Forest Dynamics

Large-scale analyses and local analyses of recruitment patterns as well as predictions of stand dynamics offer some insights into possible mechanisms contributing to the maintenance of tree species richness in this region. Species segregation and coexistence patterns in the Central Highlands of Chiapas provide partial evidence of niche differentiation along environmental gradients. Pine and oak species of other regions can segregate along altitudinal gradients that often correlate with the variability in resources (e.g. water availability) or environmental conditions (e.g. temperature or radiation) (Barton, 1993; Zavala *et al.*, 2000). Segregation effects are particularly strong in species such as *P. oocarpa*, *Q. candicans*, *Q. segoviensis* or *Q. crispilis*, which appear to be associated with specific conditions (e.g. relatively dry sites). In contrast, there is also significant overlapping in the distributions of other species, such as *P. ayacahuite*, *P. montezumae*, *P. pseudoctrobus*, *P. tecunumanii*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina* and *Q. rugosa*, which exhibit similar distributional areas and are often found in mixed stands. Spatial autocorrelation operates in model residuals at scales around 30–40 km, suggesting that possible unaccounted for environmental effects that operate at these scales would in fact segregate species. Alternatively, historical contingencies and chance may interact with ecologically driven mechanisms to produce these patterns. Thus, at regional scales the *Pinus* and *Quercus* segregation patterns show some evidence of niche-based mechanisms (e.g. habitat preferences through seedling establishment) that tend to segregate species along environmental gradients (e.g. associated with altitude and winter rainfall). Spatial scales of aggregation, in turn, suggest that microclimatic or environmental factors not considered in this study may be operating, or that, as suggested by neutral theory, stand composition at intermediate scales may be dominated by stochastic events (Hubbell, 2001).

At a local scale, recruitment patterns depart from randomness, and suggest a strong bias towards habitat specificity and differential regeneration

niches for pines, oaks and broadleaved species. Self-replacement by pines is rather low and pine recruitment is almost absent from other forest types. This agrees with the idea of pines as colonizer species that can colonize open, recently disturbed sites (González-Espinosa *et al.*, 1991; Richardson and Bond, 1991), given their dispersal capability and growth patterns (Rejmánek and Richardson, 1996; Richardson, 1998). In contrast, oak juveniles are more frequently found under pine cover (Galindo-Jaimes *et al.*, 2002) and several studies have emphasized the positive effects of intermediate closed canopies on the germination and establishment of *Q. crassifolia* (Ramírez-Marcial *et al.*, 1996), *Q. rugosa* (López-Barrera and González-Espinosa, 2001) and *Q. laurina* (Camacho-Cruz *et al.*, 2000). Finally, broadleaved species find a favourable habitat for effective establishment in oak-dominated stands or under themselves in the case of *C. macrophylla*, *P. americana* and *S. argenteus*, and are absent from pine stands. This has been interpreted as a result of the relatively more humid and temperate conditions encountered under oak stands (Camacho-Cruz *et al.*, 2000; Romero-Nájera, 2000; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002).

Previous studies have suggested that the structure and dynamics of pine-oak forests are primarily the result of land-use shifts and individual species responses to resource heterogeneity and disturbances (Hong *et al.*, 1995; Vetaas, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002). Differential establishment patterns among these three groups (pines, oaks and broadleaved species) support the idea of niche-based mechanisms operating during the regeneration process (i.e. regeneration niches *sensu* Grubb, 1977) along a light- and possibly a water-stress gradient. Species microhabitat preferences seem to indicate the existence of facilitation mechanisms underlying secondary forest succession with pine facilitating oaks and oaks facilitating broadleaved species. These mechanisms result, according to the Markovian model, in predictable successional patterns driven by facilitation and competition and tend to converge towards a forest dominated by a broadleaved canopy.

Some studies, however, suggest that pines and oaks either tend to exhibit mutual exclusion or tend to coexist depending on disturbance (particularly chronic human disturbance) and climatic conditions (González-Espinosa *et al.*, 1991; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002). Particularly in drier or highly disturbed sites, the positive effects of pine cover on oak seedling establishment may not be enough to facilitate oak regeneration and stand composition may converge towards a pine-dominated equilibrium driven by autosuccessional dynamics (Zavala, 1999). The rate of recovery and transition, if any, from pine to oaks in these stands may be rather slow and depend both on rainfall variability and proximity to seed sources (Zavala and Zea, 2004). As a result, pines, oaks and canopy broadleaves would conform to a compositional gradient across the landscape associated with water availability, time since last disturbance and history.

Relative seedling or sapling density under canopy-dominant trees, however, may be a poor predictor of the tree-by-tree replacement process. A more detailed account of critical population stages and species differential performance (e.g. germination, establishment and seedling and sapling growth and mortality) along resource and disturbance gradients may be required to properly

describe stand dynamics (see Pacala *et al.*, 1994; Kobe *et al.*, 1995). Specifically, trade-offs in species' ability to tolerate shade, drought and repeated disturbances can, along with dispersal, explain pine and oak coexistence in heterogeneous landscapes by means of niche-based mechanisms (Zavala *et al.*, 2000; Zavala and Zea, 2004). The existence of niche-based mechanisms operating at the regeneration stage may partially explain the segregation of species along a successional gradient, while species-specific habitat requirements could help explain species segregation along altitudinal and rainfall gradients. It is unlikely, however, that these mechanisms can fully explain the existence of roughly 11 pine and 23 oak species over an area of approximately 11,000 km², and the maintenance of mixed stands across the region (Alba-López *et al.*, 2003; González-Espinosa *et al.*, 2006). The scales of unaccounted spatial variation and the existence of predictable successional dynamics associated with guild groups rather than species (pines, oaks, canopy broadleaves and understorey broadleaves) also supports the idea of neutral processes operating within guilds or functional groups. Therefore, as suggested by Purves and Pacala (2005), the balance between neutrality and niche structuring mechanisms may depend on the dimensionality of the niche structure being low compared to the number of species in the community. That is, when within-guild diversity is sufficiently large, some functional equivalence in the community may occur. According to our results, mixed pine-oak forests of the Highlands of Chiapas are intermediate between highly diverse humid tropical forests and more simplified pine-oak temperate forests, with contrasting segregation and coexistence among a given number of functional groups or guilds, but also with neutral mechanisms driving community composition at more local scales.

Conservation and Restoration Implications of Biological Diversity in Fragmented Forest Landscapes

Current rates of deforestation, land-use changes and forest fragmentation are high in the study region (Chapters 2 and 3) and in other highly populated neotropical montane areas (Ochoa-Gaona and González-Espinosa, 2000; Kappelle, 2004, 2006). Yet, even in those cases where forest fragments are large enough to be considered under some category of 'forest cover' in broad-scale inventories (e.g. Palacio-Prieto *et al.*, 2000), detailed site-based studies indicate severe modifications in structure and floristic composition of the remaining forest patches (González-Espinosa *et al.*, 1995; Ramírez-Marcial *et al.*, 2001; Galindo-Jaimes *et al.*, 2002; Ochoa-Gaona *et al.*, 2004).

On a more theoretical level, studies have focused on the mechanisms involved in environmental degradation at the local community scale (e.g. Pacala and Tilman, 1994). However, both biogeography and evolutionary theory indicate that processes of species coexistence may also be driven by factors acting at a regional scale, not solely at the local scale (Ricklefs, 1987, 2004). Also, the impact of fragmentation on community dynamics may be rather slow and its effects may only become detectable after decades (Laurance *et al.*, 2001). Therefore, there

is a need for the development of management tools that link broad-scale patterns of species diversity driven by regional ecological gradients and socio-economic forces (Román-Cuesta *et al.*, 2003) with local processes that can reflect planning and assessment of forest dynamics at the stand level. Predictive models of possible responses of forest ecosystems to human-induced environmental change seem promising (e.g. see Chapters 9 and 11), especially for assessing the long-term impact of fragmentation and forest clearance on species diversity.

The richness of the floristic pool involved in conservation and restoration of neotropical montane forests is considerable (Ramírez-Marcial *et al.*, 2005, 2006; González-Espinosa *et al.*, 2006). Yet it is very difficult (perhaps impossible) to parameterize ecological models that maximize generality, realism and precision simultaneously (Lawton, 1999; Purves *et al.*, 2007). Some previous studies take approaches that focus on the interaction of a single species with its environment, moving away from the biological processes that operate at the community level. Here we model stand-level dynamics with a simple model that seeks to predict system responses considering four basic functional groups: pines, oaks, canopy broadleaved and understorey broadleaved trees. The groups, particularly the latter two, may be further broken down in order to provide more realism for predictions according to different regional habitat conditions and local site potential. Ongoing experimental, observational and modelling work will provide more detailed analysis of the behaviour of forest dynamics and tree diversity along gradients of chronic human disturbance.

Notwithstanding its relative simplicity, some advantages of restricting ourselves to considering these four basic groups might become apparent if the model can successfully be used to mimic some of the major forest development policies that may be adopted in the region in the near future. For example, models of the kind we have developed here might help to assess the impacts of widespread pine plantations or an induced increase in the abundance of pine following traditional forest use. These forest use options are becoming increasingly widespread at the regional level and are driving the replacement of stands of native tree species in other areas of Latin America (e.g. Guatemala, Honduras, Colombia, Chile), and there is a need for predicting mid- and long-term consequences of such increases in pine dominance in forested landscapes. On the other hand, the dynamics of two major functional groups that are explicitly considered in the model, oak species and understorey broadleaved trees, seems crucial to predicting habitat availability for other species. These two groups of trees are very diverse and seem to be related to novel forest use options based on non-conventional timber and non-timber uses, including fuelwood from broadleaved hardwoods (Marshall *et al.*, 2006). For example, epiphyte load and therefore its potential commercial harvesting are highly dependent on the canopy and understorey cover provided by oak species (e.g. Wolf and Konings, 2001; Wolf and Flamenco, 2003, 2005). There is therefore a need to predict oak dominance with greater detail at both the local and landscape spatial scales.

Recent advances in models of community dynamics show evidence that the interplay between regional and local scales in a spatial context strongly influence community responses to fragmentation (Solé *et al.*, 2004; Chave and Norden,

2007). Although the gap between theory and application is still considerable (Simberloff, 2004), these studies indicate that a deep understanding of the mechanisms underlying the maintenance of biological diversity is key for properly assessing the potential effects of fragmentation on biodiversity. If, as neutral theory and our results suggest, there is some functional equivalence among species ('guilds') and intra-guild diversity is driven by drift, then the maintenance of species richness may be critically related to area (Hubbell, 2001). Accordingly, for the purpose of biodiversity conservation, a single large reserve may be better than smaller multiple ones (e.g. Zavala and Burkey, 1997). On the other hand, if – as also suggested by our results – there is also evidence of niche structure at least among guilds, then maintenance of diversity (which requires inter-guild diversity) may require the maintenance of habitat heterogeneity. That is, the forest area preserved or to be restored should include a representative array of forest habitat types (e.g. as suggested by the filter approach, Zavala and Oria de Rueda, 1995). This would lend support to a conservation and restoration strategy based on establishing or maintaining forest corridors and diversity maintenance through natural dispersal from scattered patches of variable size (Damschen *et al.*, 2006). In this regard, an essential effect of fragmentation on species richness results from the inability of the species confined to patches to colonize a previously degraded habitat owing to their limited dispersal ability. This suggests that, in addition to preserving large fragments of the most important habitats, effective conservation and forest restoration practices may require a geometrical array of these fragments that maximizes spatial proximity among fragments and connectivity (Levey *et al.*, 2005; Damschen *et al.*, 2006; Purves *et al.*, 2007).

Acknowledgements

This work was financed by the European Commission, BIOCORES Project, INCO (Rey Benayas Jose M) IV Contract ICA4-CT-2001-10095. We thank Duncan Golicher and Luis Cayuela for their assistance with logistic models and spatial statistics and Pedro Quintana-Ascencio for his advice on logit analyses and project design.

References

- Adams, J.M. and Woodward, F.I. (1989) Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature* 339, 699–701.
- Alba-López, M.P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. and Castillo-Santiago, M.A. (2003) Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la Altiplanicie Central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73, 7–15.
- Barton, A.M. (1993) Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in montane pines. *Ecological Monographs* 63, 367–397.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C. and Willis, K.J. (1991) Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18, 103–115.
- Breedlove, D. (1981) *Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas*. California Academy of Sciences, San Francisco, California.

- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D. and De Jong, B.H.J. (2000) Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78, 1309–1318.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7, 241–253.
- Chave, J. and Norden, N. (2007) Changes of species diversity in a simulated fragmented neutral landscape. *Ecological Modelling* (in press).
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343–366.
- Currie, D.J. and Paquin, V. (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329, 326–327.
- Damschen, E.I., Haddad, N.M., Orrock, J.L., Tewksbury, J.J. and Levey, D.J. (2006) Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313, 1284–1286.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. and García-Barrios, L.E. (2002) Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162, 259–272.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. and Gaytán-Guzmán, P. (1991) Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2, 351–360.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N. and Quintana-Ascencio, P.F. (1995) Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. In: Wilson, M.H. and Sader, S.A. (eds) *Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico*. Maine Agriculture and Forest Experiment Station, Miscellaneous Publication 727, Orono, Maine, pp. 190–198.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. and Galindo-Jaimes, L. (2006) Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas, México. In: Kappelle, M. (ed.) *Ecology and Conservation of Neotropical Oak Forests. Ecological Studies* 185. Springer, Berlin, Germany, pp. 209–221.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107–145.
- Hawkins, B.A. and Porter, E.E. (2003) Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12, 475–481.
- Hong, S.-K., Nakagoshi, N. and Kamada, M. (1995) Human impacts on pine-dominated vegetation in rural landscapes in Korea and western Japan. *Vegetatio* 116, 161–172.
- Horn, H. (1975) Markovian properties of forest succession. In: Cody, M.L. and Diamond, J. (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 196–211.
- Hubbell, S.P. (2001) *A Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hubbell, S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19, 166–172.
- INEGI (1984a) Carta topográfica, E15DG2 (San Cristóbal de Las Casas), escala 1:50,000. SPP/INEGI Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática, Mexico City, Mexico.
- INEGI (1984b) Carta de efectos climáticos regionales, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática, Mexico City, Mexico.
- INEGI (1985) Carta edafológica, E15–11 (Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía y Informática, Mexico City, Mexico.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104, 501–508.
- Kappelle, M. (2004) Tropical montane forests. In: Burley, J., Evans, J. and Youngquist, J.A. (eds) *Encyclopedia of Forest Sciences*, Volume 4. Elsevier, Oxford, UK, pp. 1782–1793.

- Kappelle, M. (ed.) (2006) *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies 185*. Springer, Berlin, Germany.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A. and Canham, C.D. (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5, 517–532.
- Laurance, W.F., Cochrane, M.A., Bergen, S., Fearnside, P.M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S. and Fernandes, T. (2001) The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291, 438–439.
- Lawton, J.H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177–192.
- Levey, D.J., Bolker, B.M., Tewksbury, J.J., Sargent, S. and Haddad, N.M. (2005) Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309, 146–148.
- Levins, R. and Culver, D. (1971) Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA* 68, 1246–1248.
- López-Barrera, F. and González-Espinosa, M. (2001) Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forests* 21, 59–70.
- Marshall, E., Schreckenberg, K. and Newton A.C. (2006) *Commercialization of Non-Timber Forest Products. Factors Influencing Success: Lessons Learned from Mexico and Bolivia and Policy Implications for Decision-Makers*. United Nations Environmental Programme World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, UK.
- Ochoa-Gaona, S. and González-Espinosa, M. (2000) Land use deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20, 17–42.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M., Meave, J.A. and Sorani-dal Bon, V. (2004) Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13, 867–884.
- Pacala, S.W. and Tilman, D. (1994) Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist* 143, 222–257.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A. and Kobe, R.K. (1994) Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 2172–2183.
- Palacio-Prieto, J.L., Bocco, G., Velásquez, A., Mas, J.-F., Takaki-Takaki, F., Victoria, A., Luna-González, L., Gómez-Rodríguez, G., López-García, J., Palma-Muñoz, M., Trejo-Vázquez, I., Peralta-Higuera, A., Prado-Molina, J., Rodríguez-Aguilar, A., Mayorga-Saucedo, R. and González-Medrano, F. (2000) La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas* 43, 183–203.
- Purves, D.W. and Pacala, S.W. (2005) Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. In: Burslem, D., Pinard, M. and Hartley, S. (eds) *Biotic Interactions in the Tropics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Purves, D., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F. and Rey-Benayas, J.M. (2007) Distribution of three *Quercus* species in a Mediterranean landscape: environmental forcing, dispersal and metapopulation dynamics. *Ecological Monographs* (in press).
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. and García-Moya, E. (1996) Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de los altos de chiapas, México. *Agrociencia*, 30, 249–257.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. and Williams-Linera, G. (2001) Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154, 311–326.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. and González-Espinosa, M. (2005) Potencial florístico para la restauración de bosques en los altos y las montañas del norte de Chiapas. In: González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. and Ruiz-Montoya, L. (eds) *Diversidad Biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, Mexico City, Mexico, pp. 325–363.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M. and López-Barrera, F. (2006) Establishment, survival and growth of tree seedlings under successional montane oak forests in Chiapas, Mexico. In: Kappelle, M. (ed.) *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests, Ecological Studies 185*. Springer, Berlin, Germany, pp. 177–189.

- Rejmánek, M. and Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plants species more invasive? *Ecology* 77, 1655–1661.
- Richardson, D.M. (1998) *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Richardson, D.M. and Bond, W.J. (1991) Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *The American Naturalist* 137, 639–668.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167–171.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1–15.
- Román-Cuesta, R.M., Gracia, M. and Retana, J. (2003) Environmental and human factors influencing fire trends in ENSO and non-ENSO years in tropical Mexico. *Ecological Applications* 13, 1177–1192.
- Romero-Nájera, I. (2000) Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de los altos de Chiapas, México. BSc thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, DF, Mexico.
- Rzedowski, J. (1993) Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. and Fa, J. (eds) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, pp. 129–144.
- Simberloff, D. (2004) Community ecology: is it time to move on? *American Naturalist* 163, 787–799.
- Solé, R., Alonso, D. and Saldaña, J. (2004) Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecological Complexity* 1, 65–75.
- Tilman, D. (1988) *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Monographs in Population*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Usher, M.B. (1981) Modeling ecological succession with particular reference to Markovian models. *Vegetatio* 46, 11–18.
- Usher, M.B. (1992) Statistical models of succession. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. and Veblen, T.T. (eds) *Plant Succession – Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, UK, pp. 215–248.
- Vetaas, O.R. (1997) The effect of canopy disturbance on species richness in central Himalayan oak forests. *Plant Ecology* 132, 29–38.
- Whittaker, R.H. (1975) *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wolf, J.H.D. and Flamenco, A. (2003) Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography* 30, 1689–1707.
- Wolf, J.H.D. and Flamenco, A. (2005) Distribución y riqueza de epífitas de Chiapas. In: González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. and Ruiz-Montoya, L. (eds) *Diversidad Biológica en Chiapas*. Plaza y Valdés, Mexico City, Mexico, pp. 127–162.
- Wolf, J.H.D. and Konings, C.J.F. (2001) Toward the sustainable harvesting of epiphytic bromeliads: a pilot study from the highlands of Chiapas, Mexico. *Biological Conservation* 101, 23–31.
- Zavala, M. (1999) A model of stand dynamics for holm oak–Aleppo pine forests. In: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C. and Bellot, J. (eds) *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. Springer, Berlin, Germany, pp. 105–117.
- Zavala, M.A. and Burkey, T.V. (1997) Application of ecological models to landscape planning: the case of the Mediterranean basin. *Landscape and Urban Planning* 38, 213–227.
- Zavala, M.A. and Oria de Rueda, J.A. (1995) Preserving biological diversity in managed forests: a meeting point for forestry and ecology. *Landscape and Urban Planning* 31, 363–378.
- Zavala, M.A. and Zea, E. (2004) Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine–oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* 171, 197–207.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. and Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of mixed holm oak–Aleppo pine forests. *Botanical Review* 66, 119–149.

3

Variación espacial y temporal en la disponibilidad de la luz y el agua en el interior de los bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, México

Resumen

La disponibilidad de la luz y el agua en bosques tropicales de montaña varía localmente en relación a la estructura y la composición de especies en el dosel. En los bosques de montaña de Los Altos de Chiapas, las características del dosel han sido modificadas también por perturbaciones antrópicas recurrentes, como la extracción de árboles de encino para su uso como leña y carbón y la promoción de pinos en el rodal para uso maderable futuro. Como resultado, se presenta la coexistencia de especies de pinos y encinos en diferentes estadios y que determinan las condiciones microambientales en función de su dominancia en el dosel. Por ejemplo, los remanentes forestales dominados por pinos (*Pinus* spp.) presentan un dosel más abierto en comparación con los remanentes dominados por encinos (*Quercus* spp.) y otras latifoliadas. El interés de este estudio fue caracterizar las condiciones de luz y humedad en el suelo al interior de los bosques con diferencias estructurales y de composición, con el objetivo de determinar la existencia de una variación espacial y temporal en dichos recursos. Esta variación es una primera premisa para la ocurrencia de diferenciación de nicho, que podría promover la coexistencia de dos grupos de especies, biológica y ecológicamente distintas como son los pinos y los encinos. Se describen espacialmente las características lumínicas y de humedad en el suelo de tres tipos de bosque, según la dominancia de pinos y encinos (pino, pino-encino y encino), en dos temporadas marcadas por la época de lluvias y secas. Se presenta variación significativa en las condiciones lumínicas y de humedad en el suelo a lo largo de los distintos tipos de bosque y al interior de cada uno de ellos. Esta variación en la disponibilidad de los recursos se da de manera espacial y temporal, lo que evidencia la posibilidad de una respuesta diferenciada por parte de las especies arbóreas, como plántulas y juveniles, a lo largo de gradientes ambientales. Los resultados muestran mayor entrada de luz en el bosque con dominancia de pinos, lo cual reduce la humedad del suelo en temporada seca y sugiere limitaciones para la regeneración de otras especies latifoliadas diferentes al encino.

Introducción

La distribución de los recursos aprovechables por las especies forestales varía espacial y temporalmente al interior del bosque. Esta variación está relacionada tanto con factores geográficos que varían sobre escalas amplias, como con procesos locales que condicionan la dinámica forestal a nivel del rodal (Marañón et al. 2004). A escala local la formación de claros en el dosel, ocasionada por la caída de ramas o árboles, modifica el microambiente lumínico a nivel del suelo, al hacer más disponible la luz para las especies demandantes (Brokaw y Busing 2000; Lin et al. 2004). Estos claros permiten la formación de diversos patrones en la disponibilidad de la luz (Ritter et al. 2005), que aunado a otros factores como la composición y estructura del rodal, o la densidad de árboles, contribuyen a definir el patrón espacial de dicho recurso (Kabakoff y Chazdon 1996). A escalas geográficas más amplias, otros factores como la latitud, los fenómenos meteorológicos, la estacionalidad y la conformación del relieve, también modifican la disponibilidad de luz que incide en el interior de los bosques (Baldocchi y Collineau 1994).

De la cantidad total de luz que el dosel forestal recibe, una parte es reflejada nuevamente a la atmósfera y otra fracción logra filtrarse al interior. Esta cantidad de luz que se filtra es llamada luz transmitida y es descrita por su "transmitancia", que se define como la fracción de luz que pasa a través de la copa de los árboles e incide sobre el piso; compuesta de una fracción directa que logra atravesar íntegramente por la copa y demás estratos, y una fracción indirecta que se difracta y dispersa por hojas y troncos (Frazer et al. 1999). Existen varios trabajos en los que se ha estimado la transmitancia en bosques templados, fríos y tropicales. Por ejemplo, en bosques tropicales húmedos de Costa Rica la luz directa que llega al piso forestal oscila entre 1 y 3%, e incluso en algunas pequeñas áreas se registran niveles de luz directa en el suelo menores a 1% (Montgomery y Chazdon 2002). En bosques templados de Norteamérica dominados por *Pinus palustris* la luz en el interior del bosque ha sido estimada entre 20 y 30% (Battaglia et al. 2003), pero esto depende de las interacciones entre las estaciones y la permanencia de follaje en el dosel.

Se han utilizado una gran variedad de métodos para evaluar el ambiente lumínico en el interior de los bosques; estos abarcan desde clasificaciones de la apertura del dosel basadas en observaciones personales, hasta el uso de técnicas de medición directas y de estimación indirecta de la cantidad de luz en el bosque. Una técnica ampliamente utilizada para la medición directa es a través del uso de sensores cuánticos o fotodiodos que registran lecturas instantáneas de la cantidad de luz incidente en una determinada superficie (densidad). Como alternativa de estimación indirecta ha cobrado importancia el uso de fotografías hemisféricas, captadas con un lente especial llamado "ojo de pescado" (*fish-eye*), que inicialmente utilizaba películas fotográficas de

blanco y negro y posteriormente han sido tomadas en formato digital para ser analizadas con un programa computacional específico. Actualmente el uso de la fotografía digital ha ido remplazando a las películas fotográficas ya que el proceso de análisis es más rápido y de menor costo, además de que se reduce el error que pudiera aparecer durante el proceso de revelado o digitalización de las fotografías. El análisis de fotografías hemisféricas que realizan los programas existentes se basa en el recuento de la proporción espacios blancos/espacios negros que aparecen en la fotografía, y la radiación potencial existente en el lugar de acuerdo a la ubicación geográfica y la estacionalidad. La utilidad de cada método depende en gran medida de los objetivos de cada trabajo (Hale y Edwards 2002; Rhoads et al. 2004). Por ejemplo, para documentar variaciones diarias de la disponibilidad de luz en un determinado lugar, los métodos de medición directa han demostrado una mayor precisión, mientras que en trabajos enfocados a caracterizar variaciones temporales a gran escala, así como las características fisonómicas del dosel y la distribución espacial de huecos o claros, la fotografía hemisférica es el método más utilizado. (Hale y Edwards 2002; Battaglia et al. 2003; Rhoads et al. 2004; Yirdaw y Luukkanen 2004). Una comparación amplia y detallada de los métodos directos e indirectos se puede encontrar en Rhoads et al. (2004), quienes analizaron la estructura del dosel en un bosque templado de Norteamérica dominado por *Fagus*, *Acer*, *Picea* y *Abies*.

La disponibilidad de agua en el suelo es otro recurso importante para las especies arbóreas, afectado también por factores que actúan a escalas regionales como el régimen de precipitación, factores topográficos, y además por las características propias del sitio como la densidad de árboles, atributos del suelo como la profundidad, textura y estructura, presencia y composición del mantillo y la capacidad para absorber agua de las especies (Terradas 2001; Marañón et al. 2004). En bosques secundarios de Los Altos de Chiapas, la cantidad de luz y humedad contenida en el suelo varían ampliamente en relación a la intensidad de disturbios que presentan: en las áreas más perturbadas con estructura del dosel poco compleja, hay mayor incidencia de luz sobre el piso y menor contenido de humedad producto de la alta evaporación (Romero-Nájera 2000); estas áreas generalmente son dominadas en el dosel por dos o tres especies de pinos (*Pinus*); en las partes mejor conservadas la disponibilidad de luz es reducida y con mayor contenido de humedad en el suelo, lo cual es muy importante para las especies en la época seca (González-Espinosa et al. 2008). En estas comunidades la estructura y composición del dosel presentan mayor complejidad, generalmente con dominancia de encinos (*Quercus*) y con presencia de especies latifoliadas de afinidad holártica y neotropical en estratos inferiores (Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993), además de una gran variedad de lianas, bejucos y epífitas (helechos, orquídeas y bromeliáceas; Wolf y Flamenco 2003, 2005). En

estas comunidades hay una disminución temporal de la luz disponible sobre el piso de la época seca a la de lluvias, cuando las especies del interior aumentan la cobertura de su copa y su follaje; cambio que en los bosques de pino es poco notable. En este capítulo se presenta un estudio en el que se caracterizó el ambiente lumínico y de humedad del interior de los bosques secundarios de pinos y encinos en Los Altos de Chiapas, y se documentan variaciones espacio-temporales en la distribución de estos recursos. Específicamente, se describen los niveles de luz y el contenido de humedad en el suelo en bosques dominados por pinos, pino-encino y encino, y se modela la distribución espacial de la luz y la humedad en estos bosques en los periodos de lluvias y secas.

Métodos

Área de estudio

La región de Los Altos se ubica en la parte central del estado de Chiapas en el sureste de México (Figura 1) y presenta una topografía accidentada con altitudes que van desde los 1500 hasta más de 2600 m. El clima predominante en la región es templado subhúmedo (Cwbg) con temperatura media anual entre 13 y 17° C y precipitación media anual entre 1100 y 1600 mm. La temporada de lluvias es de mayo a octubre y en ella se presenta más de 85% de la precipitación; la temporada seca es de noviembre a abril y en esta temporada se pueden presentar heladas nocturnas en las partes superiores a los 2000 m, aunque rara vez llegan al piso forestal en bosques con densa cubierta en el dosel (INEGI 1994b; Díaz-Hernández et al. 2000, Romero-Nájera 2000). Los tipos de rocas más frecuentes son calizas del Mesozoico y Terciario Inferior y Medio, con afloramientos aislados de rocas volcánicas del Terciario Superior y el Cuaternario. Los suelos presentes son de composición variable y comprenden rendzinas, acrisoles húmicos, luvisoles crómicos y vérticos, regosoles eútricos y litosoles; las texturas predominantes son arcillosa y limo-arcillosa (INEGI 1994a; INEGI 1995).

La región se caracteriza por un paisaje ampliamente fragmentado debido a las actividades agropecuarias y de extracción forestal, con fragmentos de comunidades sucesionales secundarias de distintos grados de perturbación en los que se incluyen relictos forestales dominados por pinos en las partes más perturbadas; las áreas mejor conservadas presentan dominancia de encinos en el dosel y la riqueza de árboles del dosel y del interior puede ser de al menos 35 especies (González-Espinosa et al. 1995, 2009). Sólo en áreas con alta humedad y bien conservadas puede existir vegetación característica del bosque mesófilo de montaña (*tropical montane cloud forest*), aunque su grado de fragmentación es muy alto (Ramírez-Marcial et al. 2001; Ramírez-Marcial 2003).

Los rodales forestales en Los Altos de Chiapas dominados por pinos o encinos se presentan en sitios méxicos con altitudes superiores a los 1500 m. Estas áreas están sujetas a un continuo aprovechamiento por parte de los pobladores locales que extraen los pinos con el de utilizar su madera y los encinos para el aprovechamiento como leña y la elaboración de carbón, los cuales son casi en su totalidad individuos juveniles prereproductivos. Esto ha traído como consecuencia el reemplazo de encinos por pinos que conlleva una disminución en el número de especies tardías y la proliferación de pioneras e invasoras bajo el dosel de pinares (González-Espinosa et al. 1995, 2006, 2009; Ramírez-Marcial et al. 2001; Galindo-Jaimes et al. 2002). En el pinar las condiciones ambientales son más extremas (Romero-Nájera 2000), los suelos tienen mayor acidez, son menos fértiles y altamente compactados (Galindo-Jaimes et al. 2002), el mantillo tiene mayor contenido de lignina lo que dificulta la circulación de nutrimentos y actúa como barrera física para la germinación de latifoliadas exponiéndolas a la desecación y depredación por herbívoros (Quintana-Ascencio et al. 1992; López-Barrera y González-Espinosa 2001).

Evaluación de luz y humedad del suelo

El trabajo se realizó en seis parcelas de 50 x 50 m (2500 m²) representativas de bosques de pino, pino-encino y encino (dos parcelas por tipo de bosque) establecidas en años anteriores para monitoreo de la estructura y composición en el municipio de Huistán, Chiapas. Las características de estructura y composición para cada parcela se muestran en la Tabla 1. En cada parcela se obtuvieron fotografías hemisféricas digitales en un marco de muestreo de 5 x 5 m. Se utilizó una cámara digital Nikon COOLPIX 995 y un lente Nikon FC-E8 Fisheye converter ("ojo de pescado"), colocada horizontalmente a 1.2 m sobre el suelo, con el objetivo dirigido hacia el zenith y con el marco superior de la imagen hacia el norte magnético. Las fotografías se tomaron entre las 0900 y 1100 horas, preferentemente en días nublados para evitar el brillo del sol en el lente. Las fotografías se obtuvieron en el periodo de lluvias (julio 2004) y de secas (abril 2005). En cada parcela se tomaron 121 fotografías, tanto para lluvias como secas. Las imágenes se analizaron con el programa Gap Light Analyzer 2.0 (GLA; Frazer et al. 1999), el cual estima la apertura del dosel y la transmitancia de luz (equivalente al índice de luz Gap Light Index propuesto por Canham 1988), definida como el porcentaje de luz directa y difusa que penetra el dosel, basada en la integración de la latitud y la trayectoria solar diaria sobre la estación de crecimiento (mayo-octubre). De las fotografías hemisféricas se obtuvieron estimaciones de la apertura del dosel, la transmitancia total, transmitancia directa y transmitancia difusa. La transmitancia total se obtiene de la integración de las fracciones directa y difusa. Para este trabajo la transmitancia total se consideró como "el

porcentaje de luz que llega al suelo". En secas se midió además el contenido de humedad en el suelo con un dispositivo TDR (Time-Domain Reflectometer) y la profundidad del suelo en el mismo punto de muestreo.

Análisis

Para las variables apertura del dosel y porcentaje de luz estimadas en el periodo de lluvias y de secas, y porcentaje de humedad en el suelo en el periodo de secas, se calculó la semivarianza a través de la función semivariograma que muestra la estructura de correlación espacial en los datos observados. La función semivariograma está expresada de la siguiente manera (Goovaerts 1997):

$$\gamma(h) = \frac{1}{2} N_{(h)} \sum [Z_{(x)} - Z_{(x+h)}]^2$$

donde $\gamma(h)$ es la semivarianza para todas las muestras localizadas en el espacio separado por el intervalo de distancia h ; $N_{(h)}$ es el número total de pares de muestras separados por un intervalo de distancia h ; $Z_{(x)}$ es el valor de la muestra en una localización x ; y $Z_{(x+h)}$ es el valor de la muestra a la distancia de intervalo h desde x . La semivarianza refleja la variabilidad espacial de una variable o atributo de interés mediante su análisis por pares de observaciones separadas por una distancia. La representación gráfica de todas estas varianzas en función de la distancia que separa a las muestras se conoce como semivariograma o variograma experimental. Este se representa gráficamente como la semivarianza en función de la distancia entre pares de muestras. La distancia mínima y máxima entre pares de puntos para los que se calculó la semivarianza fueron 5 y 23 m, respectivamente.

A cada variograma experimental se ajustó de forma manual un modelo teórico de variograma, como se describe en Isaacs y Srivastava (1989); con el modelo ajustado correspondiente se predijeron valores de la variables en puntos no muestreados a través de una interpolación basada en el método geoestadístico denominado krigeado (*kriging* en inglés). Con los valores estimados por el proceso de krigeado se construyeron mapas de la distribución espacial de las variables porcentaje de luz y porcentaje de humedad en el suelo para cada tipo de bosque y periodo de lluvias y secas. El cálculo de los semivariogramas, el ajuste manual del modelo teórico, la interpolación geoestadística y el mapa de distribución espacial se realizaron con el programa SURFER ver. 8.0 (Golden Software Inc. 2002).

Además, se obtuvo para cada variable de estudio un Índice de Agregación (IA, Perry et al. 1999), que evidencia el patrón espacial de los datos. La construcción del IA parte del análisis de los valores observados de los

datos y su comparación contra el valor hipotético que debieran tener si existiera una distribución uniforme o regular en los datos en la que cada observación en cualquier lugar de muestreo tuviera el mismo valor; el valor excedente en cada lugar donde el valor de la variable es mayor al valor hipotético se acumula con el nombre de "distancia a la regularidad" (Perry 1998). Los valores originales de las observaciones se reacomodan de manera aleatoria n veces sobre el área de muestreo y en cada reacomodo se calcula un valor de distancia a la regularidad correspondiente. Con los valores de distancia a la regularidad obtenidos de los arreglos aleatorios se calcula un promedio y sus intervalos de confianza, y se calcula la probabilidad de que el valor de distancia a la regularidad calculado de la distribución original de los datos sea estadísticamente similar a los valores de distancia a la regularidad generados en los reacomodos aleatorios. El IA se obtiene del cociente de la distancia a la regularidad de los datos observados con el valor promedio de la distancia a la regularidad de los reacomodos aleatorios. Un IA cercano a la unidad es indicador de un patrón aleatorio en los datos, mientras que cuanto más se haga mayor a la unidad significa que el patrón espacial se da en forma de agregados. Los valores de distancia a la regularidad, el IA y la probabilidad estadística de aleatoriedad se obtuvieron en el programa SADIE (*Spatial Analysis by Distance Indices*) versión 1.22 (IACR-Rothamsted y Conrad 2001).

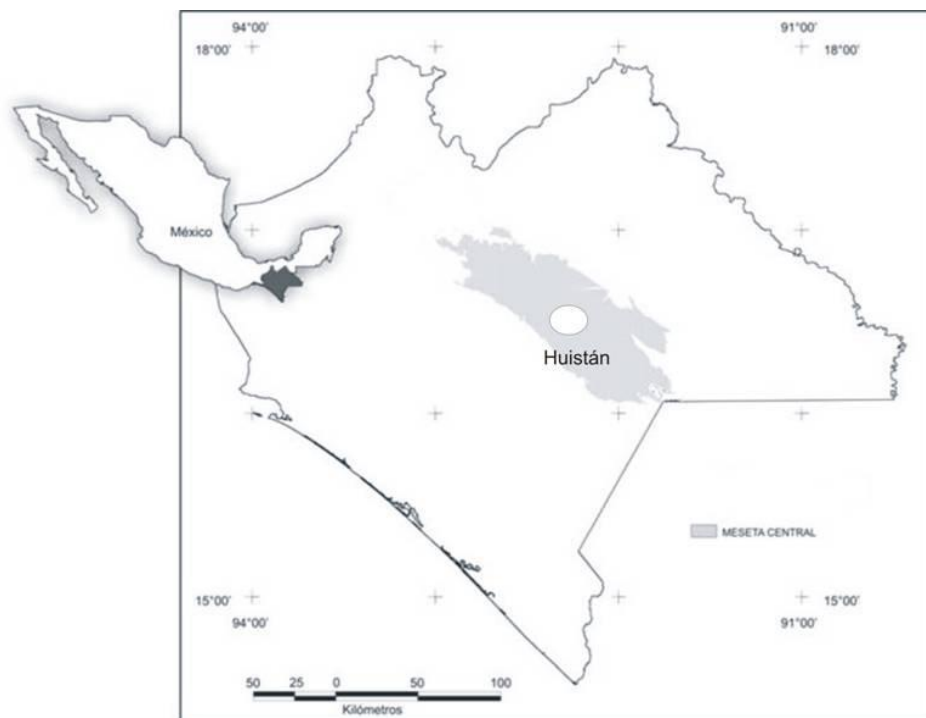


Figura 1. Área de estudio en Los Altos de Chiapas (Meseta Central, determinada a partir de los 1500 m de altura). Seis parcelas fueron establecidas en bosques que se desarrollan por encima de los 2000 m de altura en la parte central de la Meseta.

Tabla 1. Ambiente, Estructura y composición de las seis parcelas de estudio (50x50m). Altitud (m), Exposición (Exp) Pendiente (Pend, grados), Área Basal (AB, m²·Ha⁻¹), Valor de Importancia Relativa (VIR) y Riqueza de especies arbóreas (S). E= Encinos, P= Pinos, L= Otras Latifoliadas diferentes a encino, T= total.

Bosque	Altitud	Exp	Pend	ABT	ABP	ABE	ABL	VIRP	VIRE	VIRL	ST	SP	SE	SL
Pino1	2450	300	5	40	36	4	0	84	14	0	4	3	1	0
Pino2	2380	240	11	25	25	0	0	94	0	0	3	3	0	0
Pino-Encino1	2525	180	11	61	36	22	4	41	33	26	12	1	2	9
Pino-Encino2	2415	50	16	27	5	21	1	13	75	12	13	2	3	8
Encino1	2520	310	16	48	0	7	42	0	9	91	13	0	1	12
Encino2	2450	300	2	38	0	25	13	0	38	62	14	0	2	12

Resultados

Disponibilidad de luz y apertura del dosel

La apertura del dosel y la disponibilidad de luz siempre fue mayor en el bosque de pino en lluvias y secas que en los demás bosques. El promedio de apertura del dosel fue hasta entre 1.5 y 2 veces mayor en el bosque de pino en relación al de encino (16.5 y 10% en lluvias y 22 y 12% en secas, respectivamente; Tabla 2; Figura 2). El bosque de pino-encino tuvo promedios intermedios entre el pino y el encino, con valores de apertura promedio más cercanos al bosque de encino (16.5, 9.8 y 10% en lluvias; 22, 14.5 y 12% en secas para los bosques de pino, pino-encino y encino, respectivamente; Tabla 2). El porcentaje promedio de luz en el interior del bosque fue 1.5 veces mayor en el bosque de pino que en el de encino en lluvias y en secas (24.6 y 16.5% en lluvias, 36.7 y 19.9% en secas para los bosques de pino y encino, respectivamente; Tabla 2). En relación al aumento de luz del periodo de lluvias al de secas, el cambio fue más notorio en los bosques de pino y de pino encino, en los que hubo un aumento de hasta 10 puntos porcentuales en el promedio de luz estimado para el periodo de secas en relación al de lluvias (24.6 a 36.7% en lluvias y secas, respectivamente, para el bosque de pino, 16.3 a 24.5% en lluvias y secas, respectivamente, para el bosque de pino-encino). En el bosque de encino el cambio fue menor ya que sólo hubo un aumento de 3 puntos porcentuales en el nivel de luz de lluvias a secas (16.5 a 19.9% para lluvias y secas, respectivamente). El coeficiente de variación en el bosque de pino fue mayor que en los otros bosques, lo cual sugiere que la variabilidad de la luz en este bosque puede ser mayor en relación a los demás (23.7, 16.5 y 17.8% en lluvias, 19.9, 12.7 y 14.4% en secas para los bosques de pino, pino-encino y encino, respectivamente).

El Índice de Agregación (IA) para la apertura del dosel en el periodo de lluvias mostró la relación pino > pino-encino > encino (3.5 > 2.7 > 2). Sin

embargo para el periodo de secas el bosque de pino-encino tuvo el IA más alto, aunque sólo ligeramente mayor al de los bosques de pino y de encino ($3.6 > 3.4 > 3.3$, respectivamente). No se observaron grandes diferencias respecto al IA de lluvias a secas entre los tres tipos de bosques (Tabla 3). Para los tres bosques en ambos periodos el valor de IA estimado fue estadísticamente diferente del IA estimado en una distribución aleatoria ($P < 0.05$), lo cual sugiere que la distribución horizontal de la apertura del dosel en todos los bosques sigue un patrón agregado. El IA para la cantidad de luz en el interior de los bosques siguió la misma relación que la apertura del dosel: pino $>$ pino-encino $>$ encino para el periodo de lluvias ($2.7 > 1.6 > 0.9$), y pino-encino $>$ pino $>$ encino en el periodo de secas ($2.8 > 2.3 > 1$); sin embargo, el IA para el bosque de encino en ambos periodos fue cercano a la unidad, lo que indica que la distribución espacial de la luz en el interior de este bosque no es diferente de una distribución aleatoria (Tabla 3; $P > 0.05$).

Tabla 2. Valores promedio y coeficientes de variación (CV, %) registrados de la apertura del dosel, transmitancia total (luz), humedad en el suelo y profundidad del suelo, para tres tipos de bosque en dos periodos de tiempo. Se muestra en paréntesis el error estándar (ee). Para la humedad y profundidad del suelo no se presentan valores del periodo de lluvias.

Periodo	Bosque	Apertura Dosel (%)	CV (%)	Luz (%)	CV (%)	Humedad (%)	CV (%)	Profundidad (cm)	CV (%)
Lluvias	Pino	16.5 (0.3)	26.1	24.7 (0.3)	23.8	-	-	-	-
	Pino-Encino	9.8 (0.1)	19.6	16.4 (0.2)	16.6	-	-	-	-
	Encino	10.0 (0.1)	20.8	16.5 (0.2)	17.9	-	-	-	-
Secas	Pino	22.2 (0.4)	35.0	36.7 (0.5)	20.0	7.5 (0.8)	26.5	18.7 (0.4)	31.9
	Pino-Encino	14.6 (0.2)	18.6	24.5 (0.2)	12.8	8.3 (0.2)	23.6	24.1 (0.4)	23.2
	Encino	12.1 (0.1)	15.7	19.9 (0.2)	14.5	11.0 (0.3)	27.9	22.0 (0.3)	20.8

En relación a los semivariogramas experimentales calculados, los modelos teóricos ajustados fueron: modelos esféricos para el bosque de pino en ambos periodos de evaluación, modelos lineales para el bosque de pino-encino, y modelo esférico en lluvias y lineal en secas para el bosque de encino; los parámetros de los modelos ajustados se muestran en la Tabla 3. El análisis de los semivariogramas evidenció un mayor efecto espacial de la luz en el bosque de pino, donde la curva ajustada fue similar para los periodos de

lluvias y secas, y en ambos casos la variación entre observaciones se incrementó con la distancia. Sin embargo, en lluvias la máxima variación (cuando la curva alcanza su punto más alto) fue menor a la del periodo de secas, lo cual indica que durante la época seca se alcanzaron valores de luz más extremos (Figura 3). En cuanto a los bosques de pino-encino y de encino, no se observó un efecto espacial importante en lluvias ni secas, ya que el aumento de la variabilidad de observaciones cercanas en relación a las más alejadas fue menor a 5% contrastando ampliamente con la variabilidad de 20% en el bosque de pino.

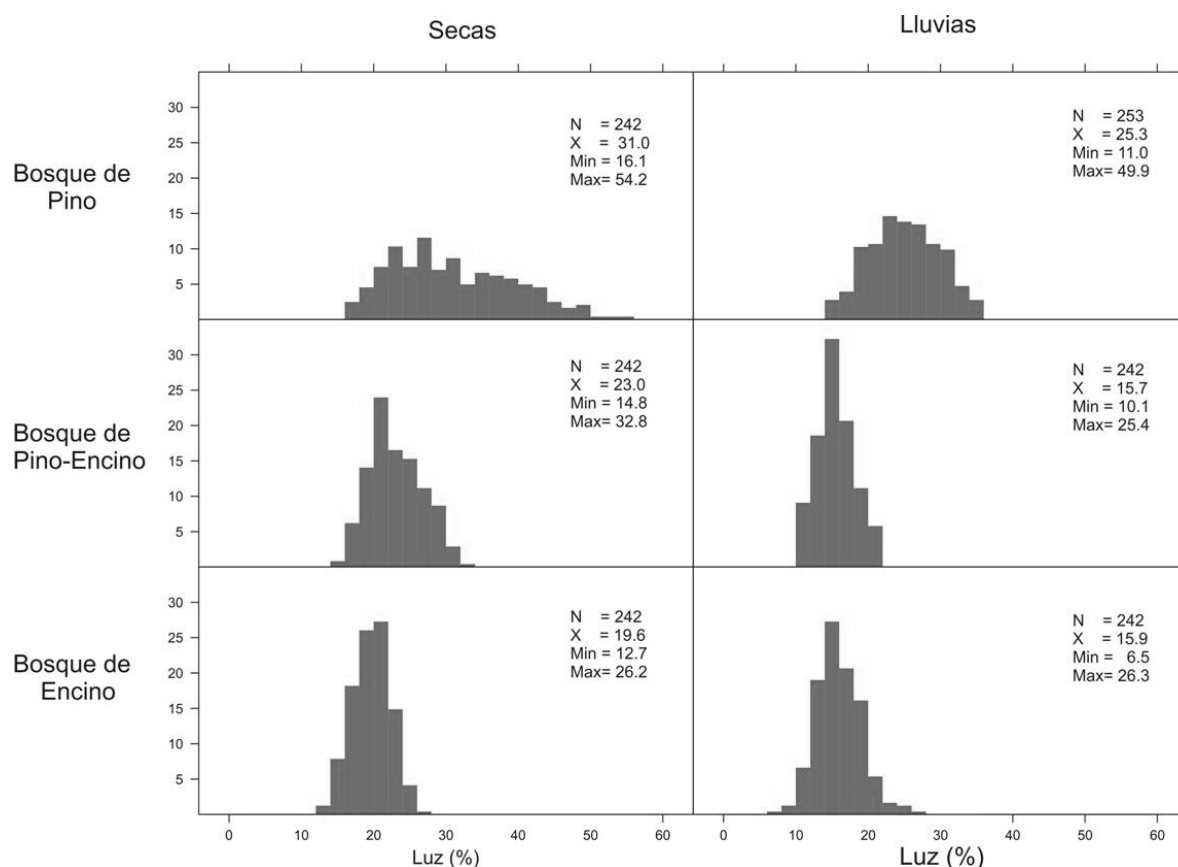


Figura 2. Distribución de frecuencias de la cantidad de luz (%) para cada uno de tres tipos de bosque estudiados en Los Altos de Chiapas en los periodos de lluvias y secas. Se muestra además el número de observaciones, el valor promedio, y los valores mínimos y máximos de luz.

La representación gráfica de la variabilidad espacial obtenida por interpolación geoestadística con el método del krigado, mostró un patrón de distribución de la luz en forma de gradiente para el periodo de lluvias en el bosque de pino, que va de áreas con alta luminosidad cercanas a 40% en la parte inferior del mapa a otras de menor intensidad con aproximadamente 14% en la parte superior (Figura 4). Para el periodo de secas se observó el

incremento en la insolación con áreas que pueden alcanzar hasta 54% de luz y otras pequeñas con 24% de luz en la parte central. Para los mapas correspondientes al bosque de encino se observó una distribución de la luz más discontinua y con niveles de luz inferiores a los estimados en el bosque de pino, además de que la variación del periodo de lluvias a secas fue menor respecto al bosque de pino.

Durante el periodo de lluvias, fue en el bosque de encino donde se observó el menor nivel de luz estimado en todos los bosques llegando a 6% en un área oscura en la parte central del mapa; el área con mayor luz alcanzó hasta 24%. En el periodo de secas el mínimo nivel de luz fue de 16%, cerca de la parte central, y las áreas con mayor iluminación se observaron principalmente en la parte inferior del mapa, con niveles de hasta 26%. En el bosque de pino-encino se observaron niveles de luz intermedios entre los bosques de pino y los bosques de encino, con mayor similitud al bosque de pino en los niveles de luz y en la variación del periodo de lluvias al de secas. Sin embargo, el patrón espacial de la distribución de luz fue más parecido al bosque de encino, ya que se observó mayor cantidad de áreas con luz y sombra.

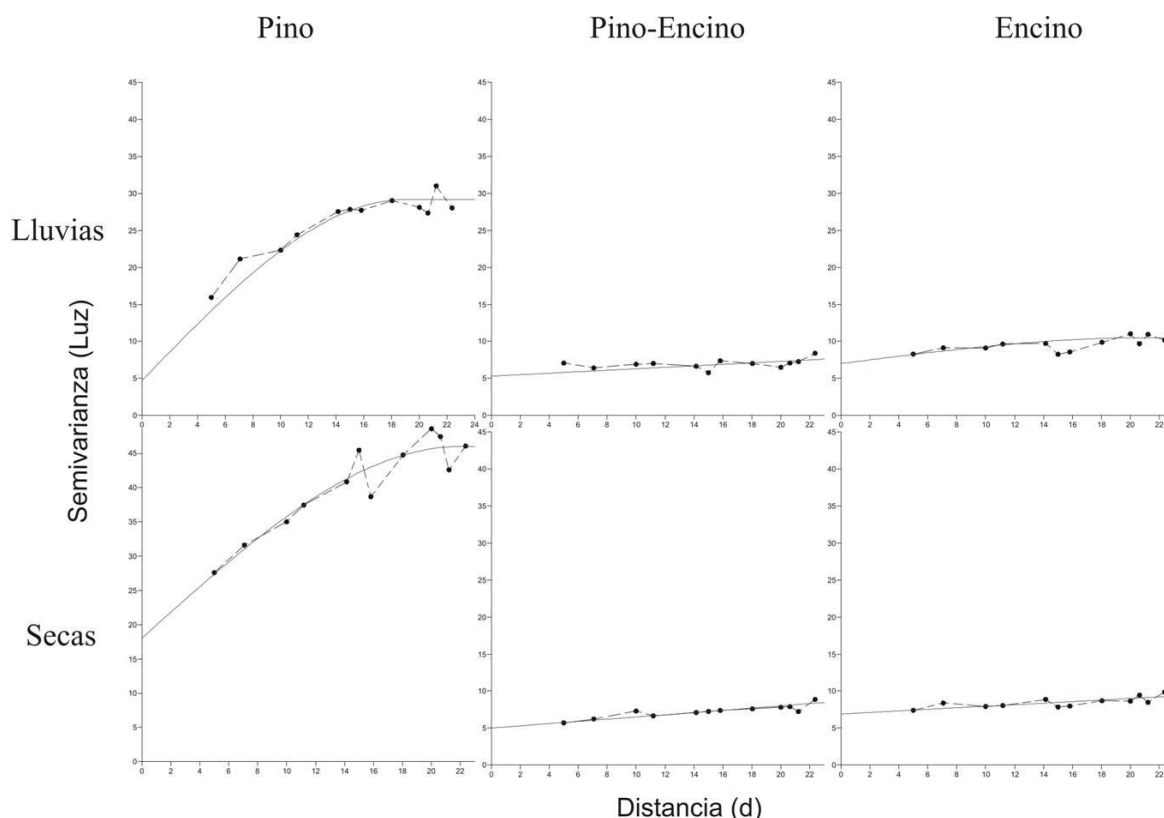


Figura 3. Variogramas del nivel de luz estimado en bosques de los Altos de Chiapas en lluvias y secas. La línea puntuada corresponde al semivariograma experimental; la línea continua corresponde al modelo teórico ajustado.

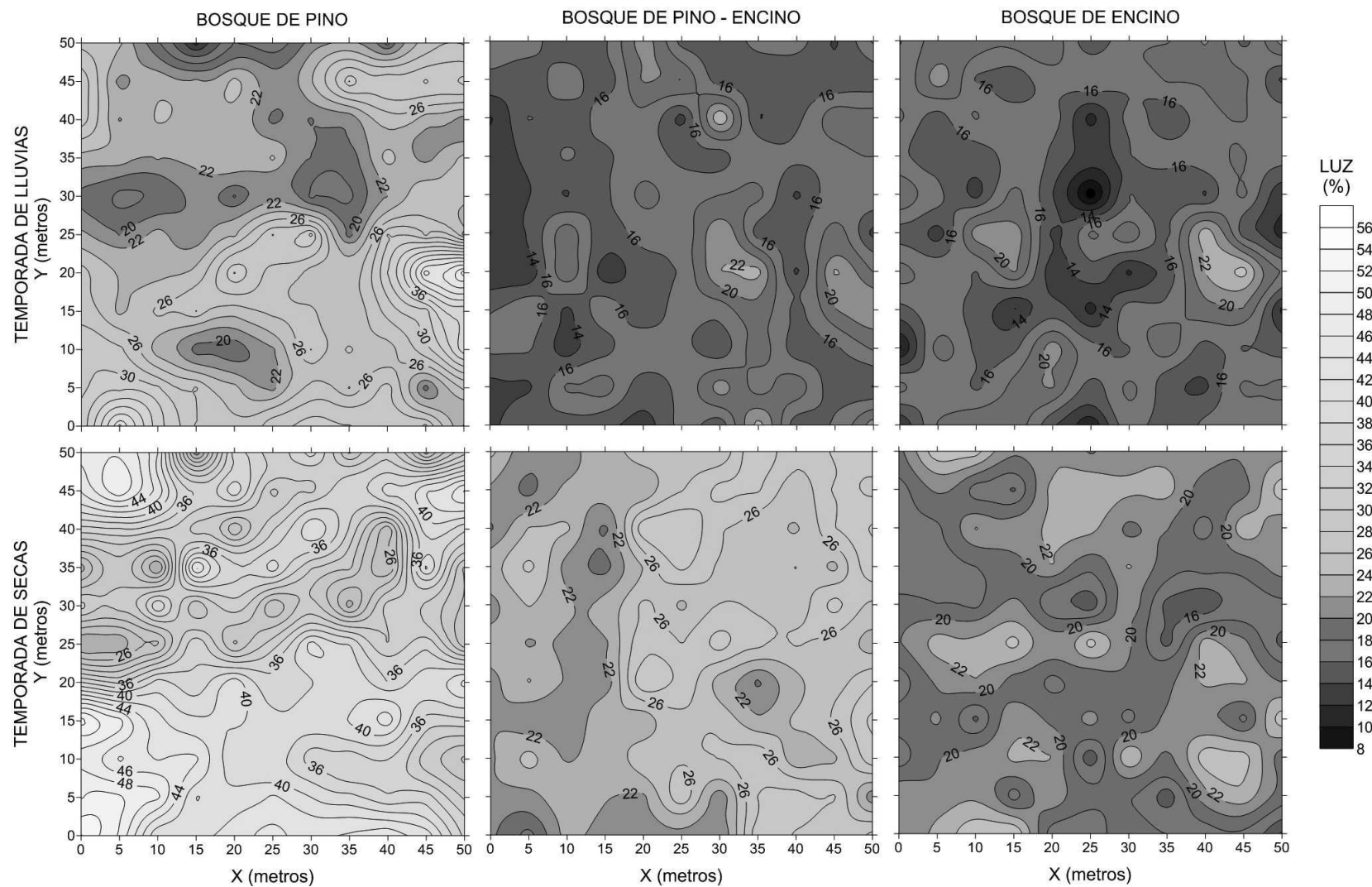


Figura 4. Mapas de la distribución espacial del nivel de luz estimado en bosques de Los Altos de Chiapas durante los periodos de lluvias y secas.

Tabla 3. Modelos teóricos ajustados y parámetros e Índice de Agregación (IA) para las variables luz y humedad en el suelo en bosques de Los Altos de Chiapas, para los periodos de lluvias y secas.

Periodo	Bosque	Luz (%)				Humedad (%)			
		Modelo teórico	Parámetros	IA	<i>p</i>	Modelo teórico	Parámetros	IA	<i>p</i>
Lluvias	Pino	Esférico	Nugget= 3.7 Sill=24.5 Rango= 19	2.73	0.0003	-	-	-	-
	Pino-Encino	Lineal	Nugget= 5.3 Pendiente= 0.10	1.661	0.0003	-	-	-	-
	Encino	Esférico	Nugget= 7 Sill=35 Rango= 21	0.904	0.7044	-	-	-	-
Secas	Pino	Esférico	Nugget= 18 Sill= 28 Rango= 22	2.322	0.0003	Esférico	Nugget=2.1 Sill= 1.8 Rango= 20	2.089	0.0003
	Pino-Encino	Lineal	Nugget= 5 Pendiente= 0.15	2.822	0.0003	Lineal	Nugget= 2.85 Pendiente= 0.08	1.403	0.0203
	Encino	Lineal	Nugget= 6.9 Pendiente= 0.105	1.004	0.4159	Lineal	Nugget= 7 Pendiente= 0.07	1.964	0.0003

Humedad en el Suelo

El contenido de humedad medido directamente en el suelo mostró un patrón en el cual el bosque de pino presentó el menor porcentaje promedio de humedad, seguido del bosque de pino-encino y de encino; aunque la diferencia entre el bosque de encino y el de pino es de sólo de cuatro puntos porcentuales (7.4 % en pino, 11% en encino; Figura 5, Tabla 2), el coeficiente de variación en el bosque de encino fue ligeramente mayor al del bosque de pino (27.9 y 26.5% respectivamente; Tabla 2). En cuanto a la formación espacial de agregados, el bosque de pino y el de encino tuvieron un IA similar entre ellos (2 y 1.9, respectivamente) y ambos son mayores al IA en el bosque de pino-encino (1.4, Tabla 3), lo cual indica que en los bosques de pino y de encino hay un patrón de mayor formación de agregados o áreas de humedad en comparación con el bosque de pino-encino (los valores del IA mayores a 1 en los tres tipos de bosques indican que la distribución de la luz es diferente de una distribución aleatoria, $P < 0.05$). Sin embargo, en el bosque de pino prevalecieron las áreas con niveles de humedad entre 6 y 7% distribuidas en la parte superior derecha, central e inferior derecha del mapa, y pequeñas áreas en la parte inferior izquierda y en la parte superior con 10% de humedad y una con 14% en la parte central derecha (Figura 7); el patrón contrario se observó en el bosque de encino, donde las áreas con menor humedad tuvieron entre 6 y 8% de humedad, pero estuvieron restringidas a pequeñas áreas en la región central superior e inferior (Figura 7); las áreas con humedad superior a 10% y hasta con 20% de humedad se encontraron en la parte superior izquierda (Figura 7).

Los modelos de variogramas ajustados para la humedad del suelo correspondieron al modelo esférico para el bosque de pino y lineales para los bosques de pino-encino y encino (Tabla 3). En todos los modelos la variabilidad entre observaciones no se incrementó de manera importante con la distancia (Figura 6), lo cual reveló que en ningún tipo de bosque los valores de humedad en el suelo que se pueden encontrar pueden ser extremos y más bien el rango de variación es similar entre ellos, lo cual coincidió con el coeficiente de variación similar entre bosques (Tabla 2).

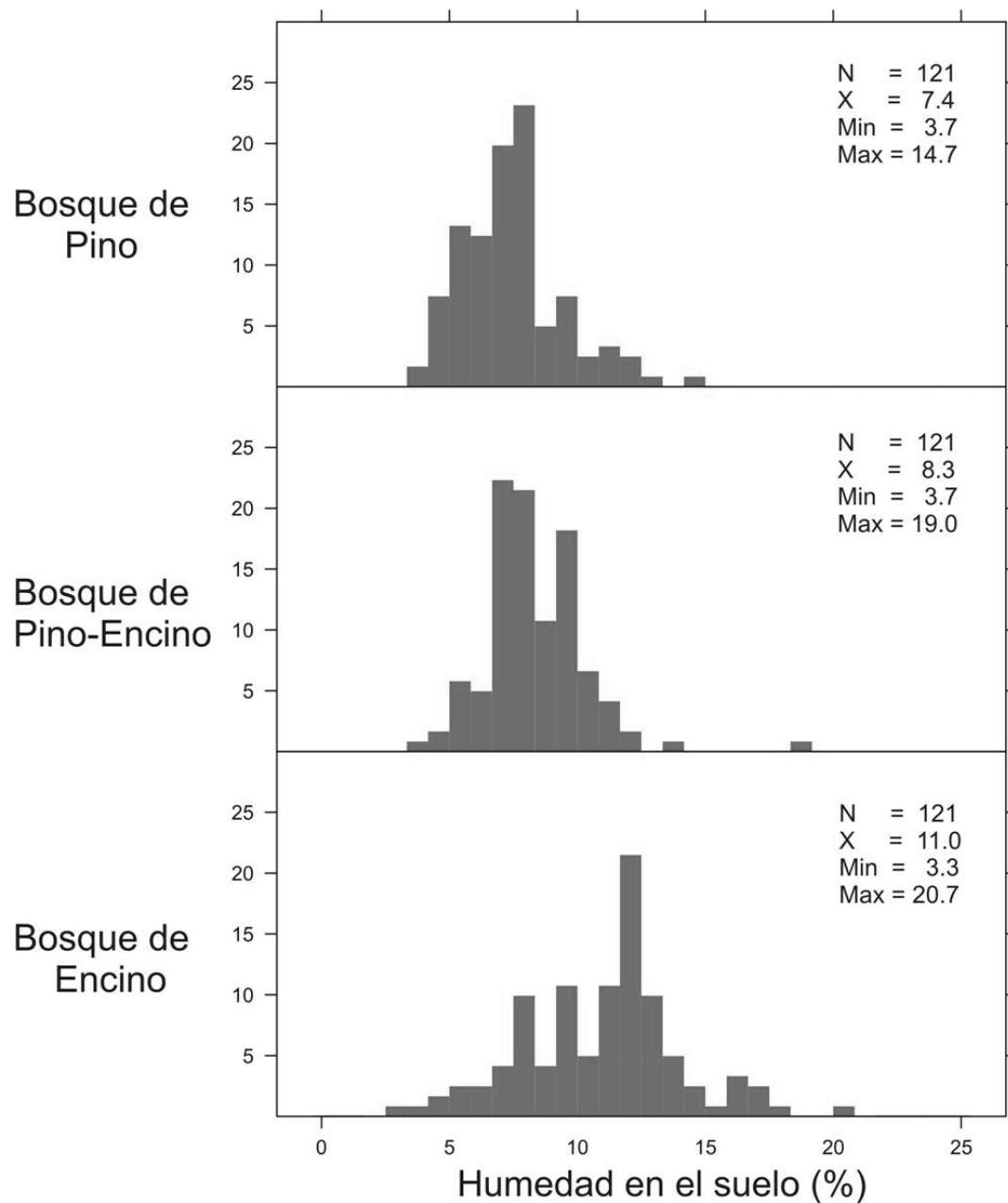


Figura 5. Distribución de frecuencias del nivel de humedad (%) para cada tipo de bosque en Los Altos de Chiapas en el periodo de secas. Se muestra además el número de observaciones, el valor promedio, y los valores mínimos y máximos de humedad en el suelo.

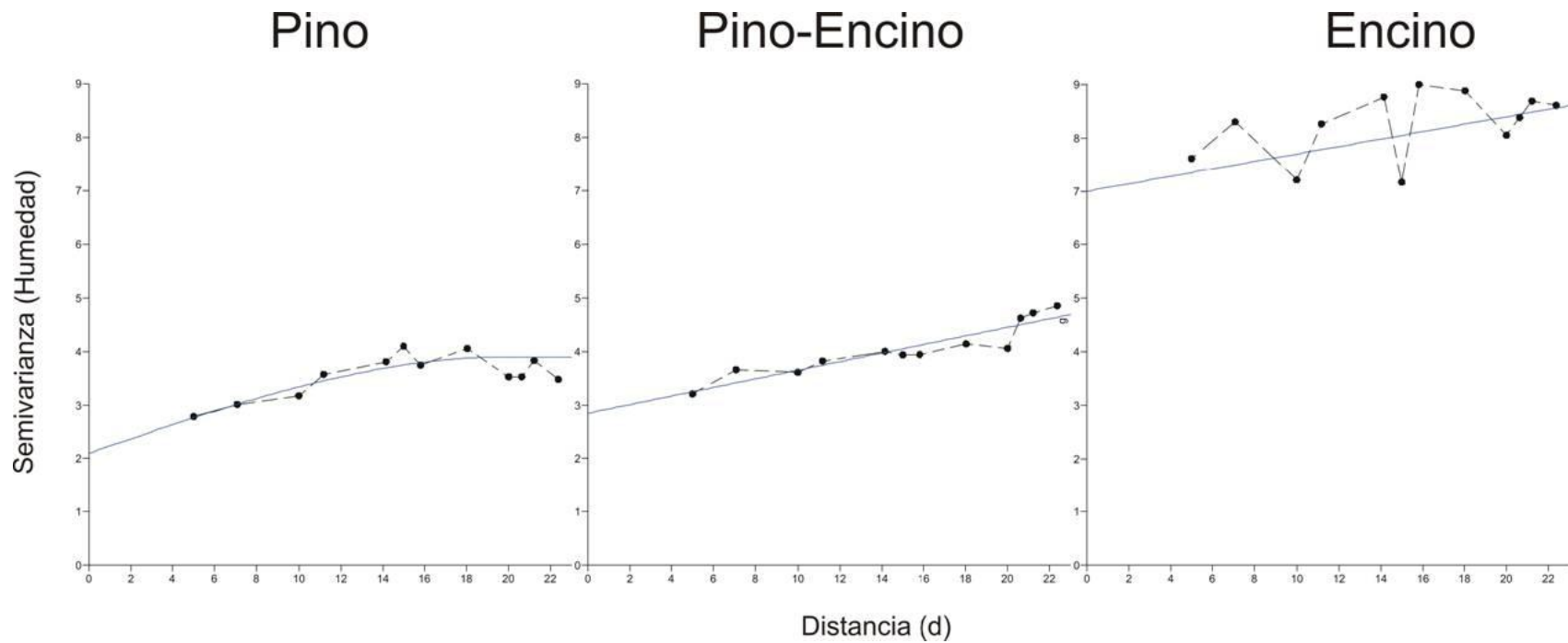


Figura 6. Variogramas del nivel de humedad en el suelo registrado en bosques de los Altos de Chiapas en lluvias y secas. La línea puntuada corresponde al semivariograma experimental; la línea continua corresponde al modelo teórico ajustado

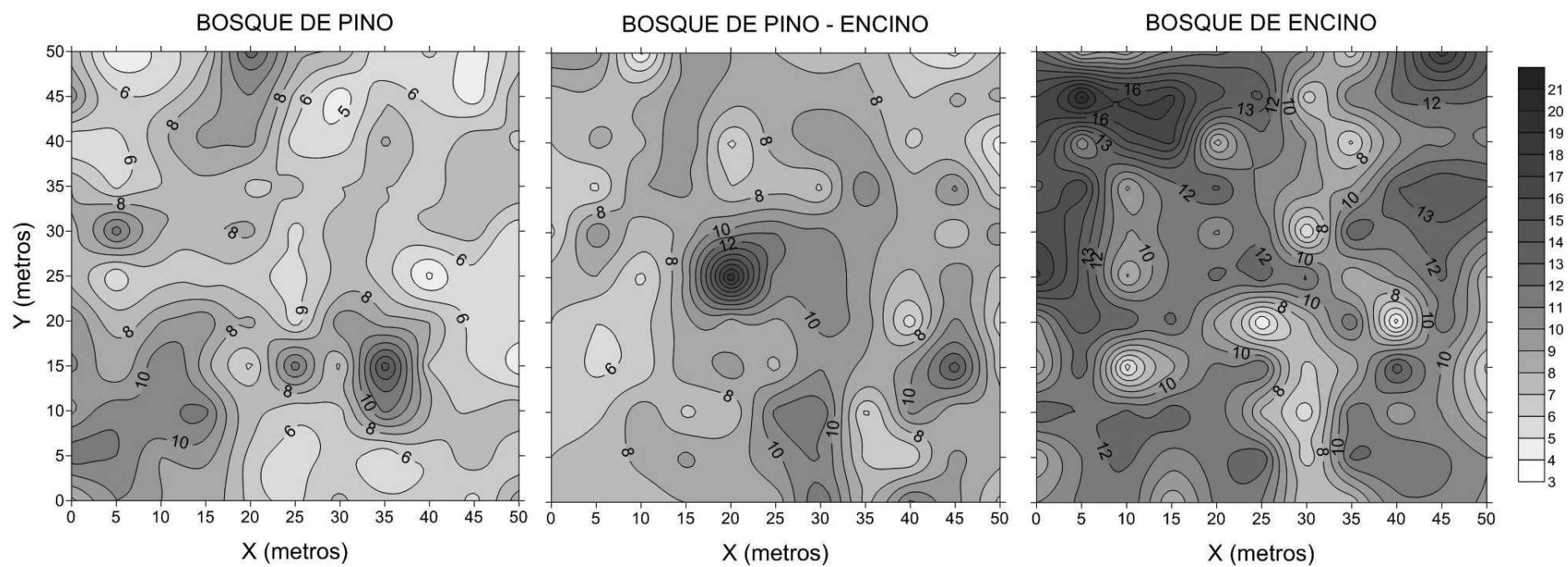


Figura 7. Mapas de la distribución espacial del nivel de humedad contenido (%) en el suelo de bosques de Los Altos de Chiapas durante el periodo de secas.

Discusión

En el interior de los bosques la disponibilidad de luz que incide sobre el piso es modificada en calidad y cantidad por complejos factores que actúan a escalas geográficas amplias y a nivel local. A nivel del rodal, la distribución de la luz es afectada tanto por atributos propios de las especies presentes en cada estrato, como por la frecuencia y distribución de claros en el dosel (Clinton 2003; Ritter et al. 2005). Dentro de los principales factores que influyen en la distribución de la luz se incluyen la composición del dosel, la estructura de edades de las especies arbóreas, su arquitectura y profundidad de la copa (Kabakoff y Chazdon 1996; Schnitzler y Closset 2003), la persistencia y densidad del follaje (Gersonde et al. 2004; Montgomery 2004), la densidad de individuos y su diámetro basal (Battaglia 2000). En este trabajo se encontró una estructura diferente en la disponibilidad de luz y humedad en el interior de tres tipos de bosques, al igual que alta variabilidad de los niveles de luz estimados para cada bosque y una variación menor en el contenido de humedad. El bosque de pino tuvo el promedio de luz más alto y el bosque de encino el más bajo, este patrón puede estar generando por la estructura y composición del dosel respectivo; en general, la copa de los pinos tiene menor área de cobertura y su forma es cilíndrica (Yirdaw y Luukkanen 2004) en relación a la copa de latifoliadas, propias de los bosques de encinos. Además, la presencia de árboles y arbustos del interior es más frecuente en bosques de encinos o de pino-encino que en los dominados por pinos (Tabla 1). La disponibilidad de luz se redujo del periodo de lluvias al de secas en los tres tipos de bosques, pero en los bosques de pino-encino y encino el cambio fue mayor, lo cual puede deberse a que los pinos tienen hojas más persistentes que los encinos y las demás especies latifoliadas del interior presentes en bosques de encino y pino-encino. Estos factores han sido identificados como modificadores del ambiente lumínico en ecosistemas templados (Figueroa-Rangel y Olvera-Vargas 2000; Ritter et al. 2005), tropicales (Kabakoff y Chazdon 1996; Travernicht et al. 2006) y mediterráneos (Valladares et al. 2004) en los que la luz es uno de los principales recursos que limitan la regeneración y el establecimiento de las especies forestales.

La variabilidad espacial en los niveles de luz en el bosque de pino, en este trabajo es mayor conforme la distancia entre observaciones aumenta, patrón que indica que existe una alta dependencia espacial en la distribución de este recurso; esto se manifiesta en la formación de grandes áreas de luz, combinado con escasas áreas de sombra en el suelo, algo contrario a lo que ocurre en el bosque de encino. El bosque de pino-encino presenta una estructura espacial más heterogénea, con niveles de luz poco menores al bosque de pino pero mayores al de encino. Este patrón permite suponer que el bosque de pino-encino es una fase sucesional entre los bosques de pino y los de encino, que puede estar estrechamente relacionado con el gradiente de disturbio existente en los bosques de Los Altos de Chiapas, en donde las áreas forestales más perturbadas corresponden a comunidades dominadas por pinos y las zonas mejor conservadas generalmente exhiben dominancia de encinos y otras latifoliadas en el dosel. La luz es uno de los recursos limitantes más importantes para

el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas (Denslow 1987, Chazdon 1988, Caldwell y Pearcy 1994), por lo que las diferencias interespecíficas en las respuestas de las plántulas a la luz explican en gran medida la diferenciación de nicho a lo largo del proceso sucesional forestal (Grubb 1977, Shugart 1984, Pacala et al. 1996). La regeneración de los bosques de montaña en Los Altos de Chiapas se da básicamente bajo el sotobosque de formaciones vegetales en distintas etapas sucesionales (Galindo-Jaimes et al. 2002; Zavala et al. 2007), donde las nuevas plántulas que emergen se encuentran ante una situación de luz limitante. En condiciones de alta intensidad lumínica, que también son frecuentes en la región (por ejemplo en zonas abiertas), el éxito de las plántulas bajo estas condiciones también se ve comprometido, debido a un sobrecalentamiento foliar y una transpiración limitada, según estudios en ambientes mediterráneos (Valladares et al. 2005).

La alta incidencia de luz en el piso forestal puede reducir el contenido de humedad superficial y llevarlo a niveles críticos para la regeneración de plántulas principalmente durante la época seca. En este estudio se observó que la humedad del suelo se conserva en mayor grado bajo un dosel dominado por encinos en relación al dominado por pinos, posiblemente debido a la alta radiación combinada con un suelo menos profundo (Tabla 2), característicos de los bosques de pino. Estudios previos en estos bosques han mostrado que el suelo de los bosques de pino presentan una alta compactación (Galindo-Jaimes et al. 2002) y poseen una capa de mantillo de acículas denso y semi-impermeable que dificultan la infiltración y retención de agua en el suelo de pinares (Camacho-Cruz et al. 2000; López-Barrera y González-Espinosa 2001). La disponibilidad hídrica ha sido escasamente estudiada en estos bosques de montaña, pero representa uno de los principales factores limitantes en el reclutamiento de árboles en otros ambientes, como el mediterráneo (Marañón et al. 2004). En este trabajo se encontró coincidencia, en espacio y tiempo, de una baja disponibilidad lumínica e hídrica (sombra seca) y una radiación intensa combinada con bajo contenido de humedad, lo que supone que puede concurrir más de un recurso limitante (Latham 1992). En tal sentido, se pueden esperar diferencias interespecíficas en las respuestas de las plántulas a la disponibilidad de luz y agua, encontrada en este estudio; además de una segregación del nicho de regeneración potencialmente alta, dada la heterogeneidad espacio-temporal de estos dos factores ambientales. El patrón observado para estos factores a nivel de rodal seguramente determina en gran medida el éxito de la regeneración y establecimiento de especies forestales nativas de la región, por lo cual se hace necesario conocer de manera más detallada el ambiente de regeneración en el que las especies forestales tienen su mejor desempeño con expectativas de poder incluir esta información en la elaboración de mejores programas de aprovechamiento y restauración forestal así como para la conservación de estos bosques.

4

Supervivencia, crecimiento y patrones de asignación de biomasa en plántulas de *Pinus* y *Quercus* en relación a gradientes experimentales de luz y agua

Resumen

Se estudiaron diferencias interespecificas en supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa con relación un gradiente experimental de cuatro niveles luz y tres de agua, para investigar sobre la tolerancia a la sombra y resistencia a la sequía en plántulas de seis especies de *Quercus* spp. y *Pinus* spp. La supervivencia fue variable entre las especies y dentro de las especies, más en relación a la luz que a la humedad en el suelo. *P. ayacahuite*, *Q. laurina* y *Q. rugosas* presentaron mayor mortalidad conforme la luz incrementa independientemente de la humedad en el suelo con valores más bajos en 100% de luz. Todas las especies mostraron las tasas de supervivencia más bajas en total exposición a la luz (100%) y en condiciones de menor humedad en el suelo (seco). Se encontró una correlación negativa entre la supervivencia en luz alta y condiciones de humedad baja (tolerancia a la sequía) y la supervivencia en luz baja y condiciones de humedad alta (tolerancia a la sombra) que expresa un conflicto entre tolerancia a la sombra y tolerancia a la sequía. Las tasas de crecimiento en altura, diámetro y biomasa fueron distintas entre las especies, y dichas tasas responden a la variación en el gradiente de luz y humedad en el suelo experimentado. No se encontró correlación entre la Tasa Relativa de Crecimiento en altura, diámetro y biomasa en luz alta (100%) y la supervivencia en luz baja (25%) para las seis especies estudiadas y bajo las tres condiciones de humedad en el suelo probadas. Cuando no se toma en cuenta las condiciones de humedad experimentadas se presenta una correlación negativa solo en la variable de crecimiento expresada como biomasa en 100% de luz y la supervivencia de las seis especies en luz baja, indicando que especies que crecen más en luz alta, presentan tasas de supervivencia más bajas y viceversa, especie con supervivencia alta presentan tasas de crecimiento en biomasa más bajas. Fueron encontradas correlaciones positivas para las tasas de crecimiento en altura y biomasa en luz alta y luz baja y bajo casi todas condiciones de humedad experimentadas. Sin embargo, especies como *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* crecen más rápido en altura bajo condiciones de luz baja, que en condiciones de luz alta. En general, para las especies de pino, la biomasa total disminuye en los niveles de luz alto (100%) y más bajo experimentado (25%); para las especies de encino disminuye conforme disminuye la luz. En condiciones de luz baja y suelos húmedos, las especies de encino asigna mayor biomasa a las raíces en comparación con las especies de de pino, quienes asignan mayor biomasa a hojas. Las especies de encinos en este trabajo mostraron una mayor proporción biomasa subterránea / biomasa aérea, mayor fracción de biomasa asignada a raíz, una menor fracción de biomasa asignada a hojas y una menor razón de área foliar.

Introducción

Entender los atributos que permiten a las plantas sobrevivir y crecer bajo un conjunto de condiciones ambientales es importante para entender los mecanismos que controlan los patrones de distribución y diversidad. De la misma manera, su conocimiento permite predecir como las plantas responden a perturbaciones antrópicas las cuales cambian su ambiente. Cada especie, posee adaptaciones especiales para un buen desempeño en el ambiente que se desarrolla y para poder atenuar cambios que pueda experimentar. Es esta plasticidad, la que determina los rangos ambientales en el que la especie puede crecer. Tilman (1988) y Smith & Huston (1989) proponen un conflicto entre tolerancia a la limitación de agua contra tolerancia a la limitación de luz, lo cual, podría resultar en cambios en la dominancia de las especies a lo largo de un gradiente de incremento en la humedad del suelo y decrecimiento de la luz. El conocimiento de las respuestas a los efectos combinados de la sombra y la sequía es importante para explicar la diferenciación de nicho en muchos bosques (Barton 1993; Sack y Grubb 2002). Y como en el caso de las tasas de supervivencia, esta información es importante para la predicción del desempeño de las plántulas en un ambiente dado (Kobe 1999).

La investigación está centrada en las posibles diferencias en supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles como respuesta a la variación ambiental (generada por perturbación natural o antrópica), las cuales pueden ser críticas para el reclutamiento de las especies, y tener consecuencias sobre la composición, estructura y dinámica del bosque (Kobe et al. 1995; Kobe 1999). Se ha sugerido, que variaciones en la obtención de recursos pueden llevar a patrones de reemplazo entre las especies, y que puede ser explicado en términos de conflicto a través de la tolerancia a diferentes recursos limitados (Tilman 1982 1990). Brokaw y Busing (2000) mencionan que para demostrar la coexistencia de especies vía diferenciación de nicho es necesario confirmar tres premisas: (1) La existencia de un gradiente en la disponibilidad de recursos, (2) Que el desempeño de las especies sea diferenciado a lo largo de este gradiente y (3) que exista un conflicto en el desempeño de las especies que explique su posición a lo largo del gradiente. Si alguna de estas premisas no se cumple, sugiere que eventos oportunistas (por ejemplo dispersión limitada) son más importantes en determinar la composición y diversidad de especies (Hubbell et al. 1999). El objetivo de este trabajo es Investigar el impacto de la luz y la sequía sobre la supervivencia, el crecimiento y los patrones de asignación de biomasa en plántulas de *Pinus* y *Quercus* de bosques neotropicales en las montañas centrales de Chiapas.

Particularmente se pretende: (1) Describir la supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa de las plántulas con relación al gradiente experimental de luz y agua disponible; (2) Estimar la probabilidad de morir de plántulas en función de la luz y agua; y (3) Investigar si la respuesta de las especies conforman un conflicto entre tolerancia a la sombra y resistencia a la sequía, entre supervivencia en luz baja y crecimiento en luz alta y entre crecimiento en luz baja y crecimiento en luz alta.

Métodos

Especies

Seis especies fueron seleccionadas para este estudio y forman parte de los géneros de *Pinus* y *Quercus*. La selección de las especies fue basada sobre las supuestas diferencias en su tolerancia a la sombra y sequía dentro de cada género. Las especies de pinos incluidas fueron *P. ayacahuite* de hábitat húmedo, *P. tecunumanii* de hábitat mésico, y *P. Pseudostrobus* de hábitat xérico. Los encinos propuestos fueron *Q. laurina* de sitios húmedos, *Q. rugosa* y de sitios mésicos y *Q. crispipilis* de sitios secos.

Área de estudio

El experimento fue realizado en las instalaciones de vivero del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) en la región de Los Altos de Chiapas. El clima en la región es caracterizado por una temperatura media anual de 12-14 °C y lluvia media anual aproximada de 1250 mm. El 84 % de esta lluvia ocurre entre los meses de Mayo a Octubre (Díaz-Hernández et al. 2000). Las asociaciones vegetales en la región pueden ser clasificadas como bosques de encino, pino-encino y mesófilo de montaña (Miranda 1952; Breedlove 1981).

Variables ambientales

Análisis del sustrato. Suelo proveniente del bosque (6 m³) fue utilizado para el llenado de las macetas, un total de 11 muestras compuestas fueron extraídas para su posterior análisis físico-químico para definir los tratamientos de humedad. Las mediciones del contenido de humedad (en una muestra aleatoria de las macetas=144) se realizaron periódicamente con un tensiómetro.

Temperatura y humedad ambiental. En cada uno de los tratamientos de luz se instalaron un par de HOBOTM data loggers (ocho en total) para registrar la temperatura y humedad relativa.

Luz. La radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$) fue registrada con un ceptómetro (Delta-T Devices, Ltd., Cambridge, UK). Las mediciones se realizaron diariamente a las 12 hrs. durante los tres meses del experimento en estructuras de madera forradas con la misma malla de cada tratamiento de luz.

Tratamientos de luz y agua

Las plántulas fueron puestas a crecer ante cuatro niveles de luz y tres niveles de humedad en el suelo. Se construyeron estructuras metálicas de 80cm de altura y 900cm² de área basal para cubrir cada una de las plantas. Tres niveles de luz fueron creados cubriendo cada estructura con malla negra comercial de diferente apertura dejando pasar 25, 50 y 75% de luz. Un cuarto nivel de luz consistió en estructuras sin malla, consideradas como áreas abiertas (100% de luz). Las estructuras no fueron cubiertas en su totalidad, se dejó 10cm abierto de la superficie del suelo a la malla para mantener ventilación. La entrada de luz más baja (25-50%) incluida en este experimento representa las condiciones promedio de luz al interior de los bosques

dominados por *Pinus* spp. y de claros en bosques maduros y medianamente maduros dominados por *Quercus* spp. (Capítulo 2). Con relación en las características físicas del suelo utilizado, fue posible reconocer la humedad correspondiente a su capacidad de campo (Húmedo, 25%) y la humedad al punto de marchitamiento (Seco, 13%). Con un tercer punto intermedio (Medio, 18%) de humedad fueron establecidos los tres niveles de humedad en el suelo estudiados en el experimento. Los niveles de humedad en el suelo fueron conseguidos con riegos controlados en el tiempo y en cantidad de agua.

Experimento

Durante los meses de agosto-octubre fueron colectadas semillas de seis especies de *Pinus* y *Quercus* y puestas a germinar en contenedores de 1m² aproximadamente. Después de tres meses, cuando las plantas de encino tuvieron al menos dos hojas y a los pinos les crecieron sus primeras hojas, fueron trasplantadas a bolsas negras con capacidad de 3kg. Las plantas fueron movidas gradualmente a niveles de luz más alta y regadas cada 3-4 días para mantener suficiente humedad en el suelo, durante un mes. Veinte plantas por especie por tratamiento fueron colocadas al azar lo suficientemente espaciadas para no interferirse (40cm entre sí). Para *Quercus laurina* fueron utilizadas 10-12 plantas por tratamiento debido a la limitada disponibilidad de su material. Una vez por mes todas las plantas fueron cambiadas de lugar con el fin de disminuir el efecto espacial y temporal de lugares con sombra.

Para inicios de Marzo, cada planta quedo con su tratamiento individual de luz y agua. Al inicio del experimento y cada 15 días hasta completar tres meses se registro la mortalidad, la altura de la planta, el diámetro a la base y la cobertura (copa). Solo para *Quercus* spp. fue obtenido el número de hojas y el largo y ancho de las tres hojas más grandes. Al término de los tres meses fueron cosechados 6 individuos de cada uno de los tratamientos, para *Q. laurina* solo se cosecharon 4 individuos. Las plántulas de las seis especies arbóreas fueron separadas en tallos, hojas y raíces para ser secados en un horno a 70° C durante 48 horas o hasta peso constante. Posteriormente, con una balanza digital (0.01g) se determino la biomasa (peso seco, g) de cada órgano (tallos, hojas y raíces).

A partir de los datos obtenidos fueron construidas las variables de Volumen (área basal*altura, cm³), la Tasa Relativa de Crecimiento en altura (TRCa, cm cm⁻¹ mes⁻¹) y diámetro (TRCd, cm cm⁻¹ mes⁻¹), la Tasa Relativa de Crecimiento en biomasa (TRCb, g g⁻¹ mes⁻¹) y los incrementos en altura y diámetro (cm), y tamaño de las hojas y la copa (cm²). Con el fin de estudiar las características morfológicas y fisiológicas de las especies y determinar posibles diferencias interespecíficas calculamos el porcentaje asignado a cada órgano (asignación de biomasa %) y la tasa relativa de crecimiento con base en la fórmula de Hunt (1982) mencionada en Meziane y Shipley (1999). Para su cálculo son necesarias la tasa de asimilación neta (NAR g cm⁻² day⁻¹), el área específica de la hoja (SLA, cm² g⁻¹) y la relación de peso foliar (LWR, g g⁻¹). Específicamente NAR es un componente fisiológico debido a que es una medida de la tasa fotosintética neta diaria de toda la planta. SLA es un componente morfológico

determinado por el peso seco y la dureza de la hoja. LWR mide la asignación de biomasa a las hojas contra las otras partes de la planta. Previamente, escaneamos las hojas de cada especie por tratamiento y con el programa Image-tool (uso libre) calculamos su área. De esta manera, pudimos obtener la tasa relativa de crecimiento en biomasa total [TRCps = $\text{LNPeso}_{\text{final}} - \text{LNPeso}_{\text{inicial}} / 3\text{meses}$], el área foliar específica [AFE (SLA) = $\text{área hoja} / \text{peso hoja}$], la relación del área foliar [RAF (LAR) = $\text{área hoja} / \text{peso total}$], la fracción del peso foliar [FPF (LWF) = $\text{peso hoja} / \text{peso total}$], la tasa de asimilación neta [TAN (NAR ó URL) = $(\text{peso total final} - \text{peso total inicial}) * (\text{LN área foliar final} - \text{LN área inicial}) / \text{tiempo} * \text{área foliar final} - \text{área foliar inicial}$] y la tasa relativa de crecimiento funcional [TRCfun = $\text{TAN} * \text{AFE} * \text{FPF}$ ó $\text{TAN} * \text{RAF}$].

Análisis

Cada una de las plantas recibió el tratamiento de forma individual, así que cada una de ellas puede ser considerada como repetición. Las respuestas inter e intraespecíficas en crecimiento de las plantas fueron evaluadas usando ANOVAs, con luz, humedad en el suelo y especie como variables independientes. La interacción entre luz y humedad en el suelo fue incluida en el análisis para explorar el posible efecto combinado de los factores al interior de las especies. Tablas de vida y funciones de Cox fueron realizadas para explorar el comportamiento de la supervivencia de las plantas en función de los recursos luz y agua. Para el análisis de Tablas de vida las curvas de supervivencia en cada tratamiento de luz por especie fueron comparadas con una prueba de Wilcoxon-Gehan para determinar el efecto de la luz en cada condición de humedad en el suelo (húmedo, medio y seco). En el análisis de Cox es posible incluir los factores como covariables, incluyendo su interacción, para determinar el riesgo de morir, asumiendo que los tratamientos cambian dicho evento. Se realizaron correlaciones (Pearson) para explorar los posibles conflicto entre el desempeño (supervivencia y crecimiento) de las especies estudiadas.

Resultados

Condiciones ambientales del experimento

La temperatura promedio donde se realizó el estudio fue de 17.6 °C con una mínima de 5.7 °C ocurrida en el mes de marzo y una máxima de 37 °C registrada en abril. Los tratamientos de luz correspondieron a 2342, 1501, 1161 y 737 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ en 100, 75, 50 y 25 % de luz respectivamente. Ligeras precipitaciones (11-29 mm) ocurrieron durante 4 días a finales de abril y en los últimos 10 días de mayo. La humedad contenida en el suelo para los tratamientos fueron: en húmedo = -0.026, en medio = -0.030 y en seco = -0.041 MPa.

Supervivencia de las plántulas

La supervivencia fue variable entre las especies y dentro de las especies, más en relación a la luz que a la humedad en el suelo (Figura 1 y 2). *P. ayacahuite*, *Q. laurina* y *Q. rugosas* presentaron mayor mortalidad conforme la luz incrementa

independientemente de la humedad en el suelo con valores más bajos en 100% de luz. Las especies de *P. pseudostrobis*, *P. tecunumanii* y *Q. Crispipilis* al final del experimento llegaron a no menos de 70% de supervivencia en todos los niveles de luz, sin embargo, en las condiciones de menor humedad experimentada y bajo condiciones abiertas todas las especies disminuyeron la supervivencia (Anexo 1, Figura 1). Las curvas de supervivencia de *P. ayacahuite* son generalmente diferentes entre las condiciones más abiertas (75 y 100% de luz) y más cerradas (25 y 50% de luz) bajo los tres tipos de humedad en el suelo (con $gl= 3$, húmedo: $X^2= 46.2$; medio: $X^2= 18.9$ y seco: $X^2= 8.3$, con $P<0.001$). Sin embargo, la supervivencia de *P. pseudostrobis* y *P. tecunumanii* parece ser afectada por la luz sólo cuando la cantidad de agua en el suelo disminuye, como lo muestran las diferencias obtenidas en el análisis para los niveles de humedad medio y seco (con $gl= 3$, medio: $X^2= 37.9$ y $X^2= 31.5$; seco: $X^2= 116$ y $X^2= 93.8$, $P<0.001$ respectivamente).

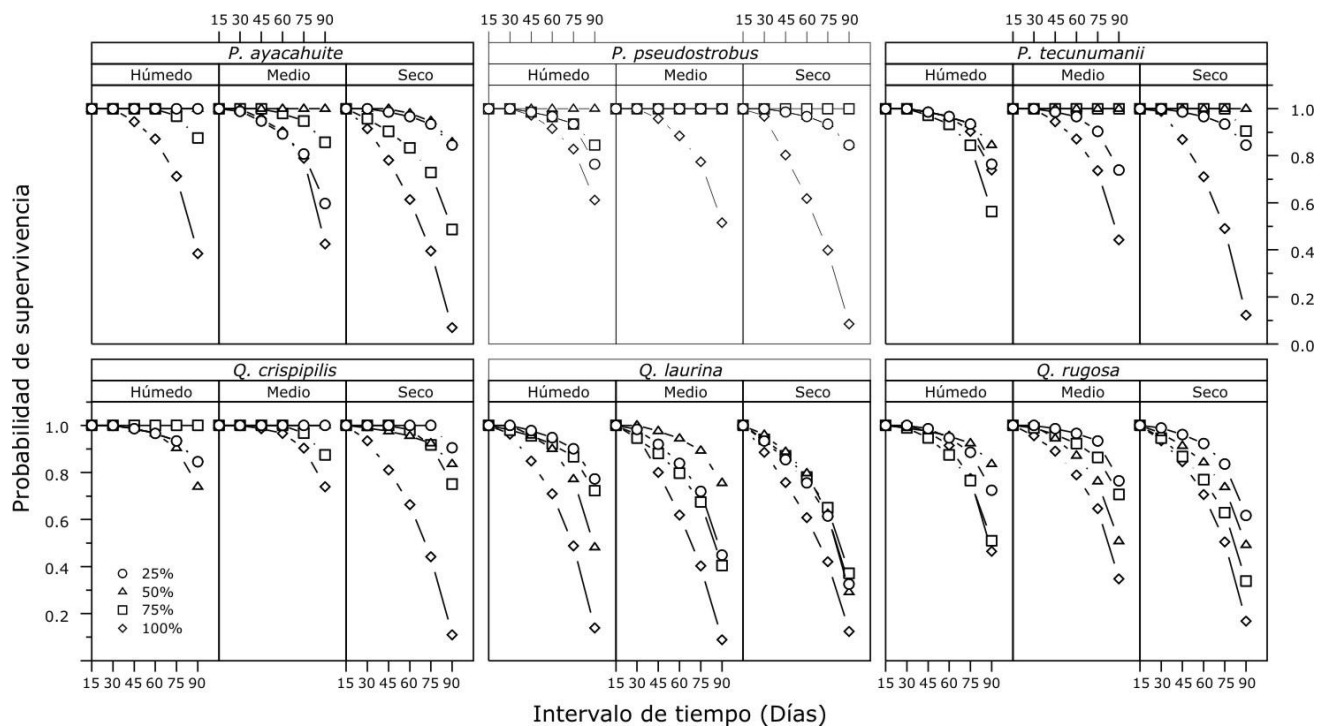


Figura 1. Proporción de supervivencia acumulada a través del tiempo para cada especie por condición de luz y humedad del suelo.

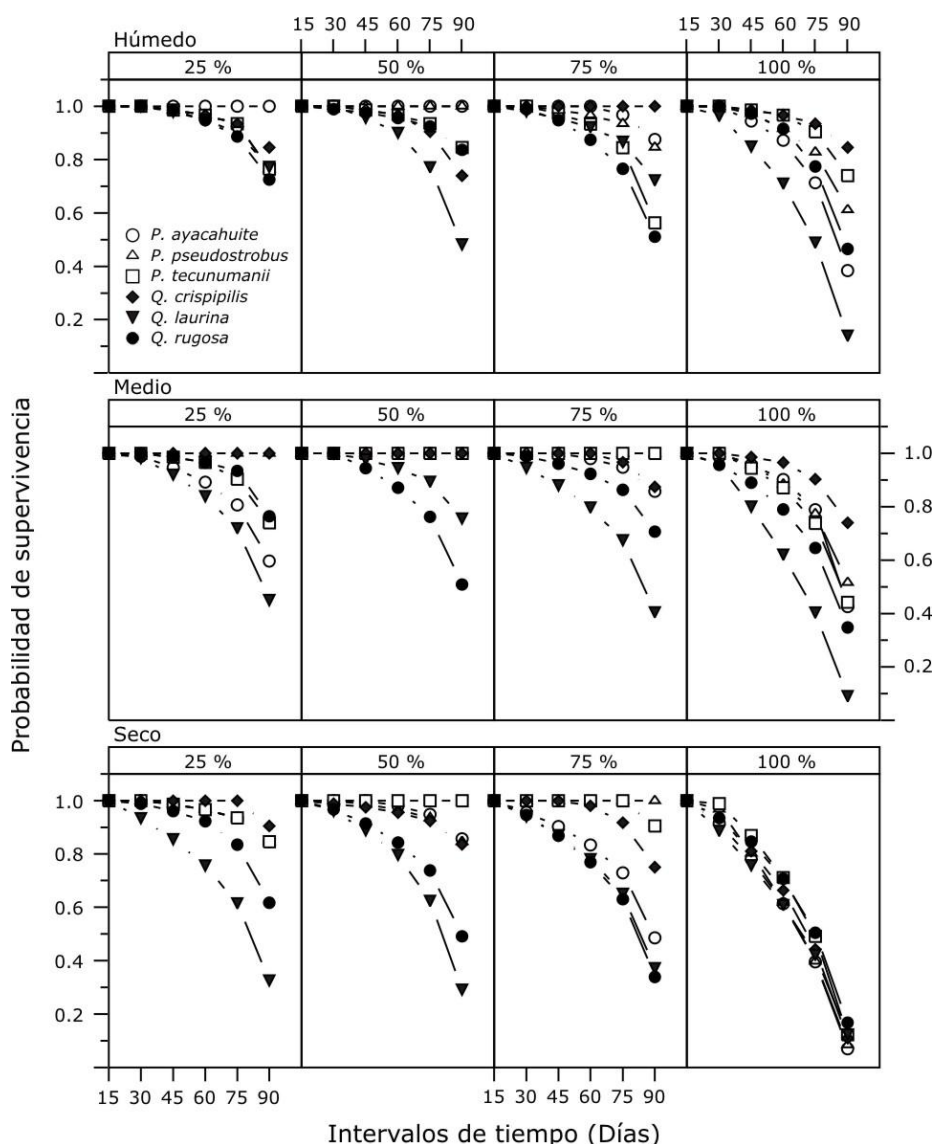


Figura 2. Proporción de supervivencia acumulada a través del tiempo para cada condición de humedad en el suelo por especie y condición de luz.

Para *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* las condiciones de alta humedad en el suelo también eliminan las diferencias entre las curvas de supervivencia generadas en las cuatro condiciones de luz, y es en los niveles de humedad medio y seco donde las diferencias entre alta y baja iluminación, para estas especies, aparecen (con $gl= 3$, seco: $X^2= 96.1$ y 18.5 , $P<0.001$ respectivamente). *Q. laurina* parece ser afectada de igual manera por las condiciones de mayor iluminación experimentadas en los tres niveles de humedad en el suelo, con diferencias mayores entre 100% de luz y las condiciones de menor iluminación (con $gl= 3$, húmedo: $X^2= 28.7$; medio: $X^2= 22.8$ y seco: $X^2= 7.9$, $P<0.05$ - $P<0.001$). En general las tasas de supervivencia para las especies de *Pinus* fueron mayores que las tasas de *Quercus* a través del gradiente de luz y las condiciones de humedad experimentadas (Figura 2). *Q. crispipilis* siempre mantuvo tasas mayores de supervivencia en comparación a las tasas mostradas por *Q. laurina*,

en casi todas las condiciones de luz y acentuándose cuando la humedad en el suelo fue menor. *Q. rugosa* mantuvo tasas de supervivencia intermedias entre los valores de las especies de *Quercus* descritas anteriormente y solo en algunos casos específicos de luz (50-75%) llegó a ser igual o menor que la de *Q. laurina* (Figura 2). *P. ayacahuite* presentó las tasas de supervivencia más bajas en relación a las mostradas por *P. tecunumanii* y *P. pseudostrobus* en tratamientos con mayor iluminación y menor humedad en el suelo. Sin embargo, sus tasas fueron mayores en condiciones de menor iluminación y mayor humedad. Todas las especies mostraron las tasas de supervivencia más bajas en total exposición a la luz (100%) y en condiciones de menor humedad en el suelo (seco), donde no se presentan diferencias en sus curvas (Figura 2). Sin embargo, con el análisis de supervivencia de Cox realizado para determinar el riesgo de morir, solo se mostró que en condiciones de iluminación alta incrementa dicho riesgo en todas las especies ($P < 0.001$) y solo en *Q. laurina* el riesgo de morir también incrementa cuando las condiciones de humedad en el suelo son bajas encontrando una interacción entre los factores de luz y agua (Wald $\chi^2 = 8.9$, $gl = 2$, $P < 0.05$). Se encontró una correlación negativa entre la supervivencia en luz alta y condiciones de humedad baja (tolerancia a la sequía) y la supervivencia en luz baja y condiciones de humedad alta (tolerancia a la sombra) que expresa un conflicto entre tolerancia a la sombra y tolerancia a la sequía. Algunas especies presentan menor respuesta a la sombra pero mayor respuesta a la sequía (p.j. *Q. rugosa*) y viceversa (p.j. *P. ayacahuite*). Solo *P. pseudostrobus* presenta baja respuesta a la sequía y baja respuesta a la sombra (Figura 3).

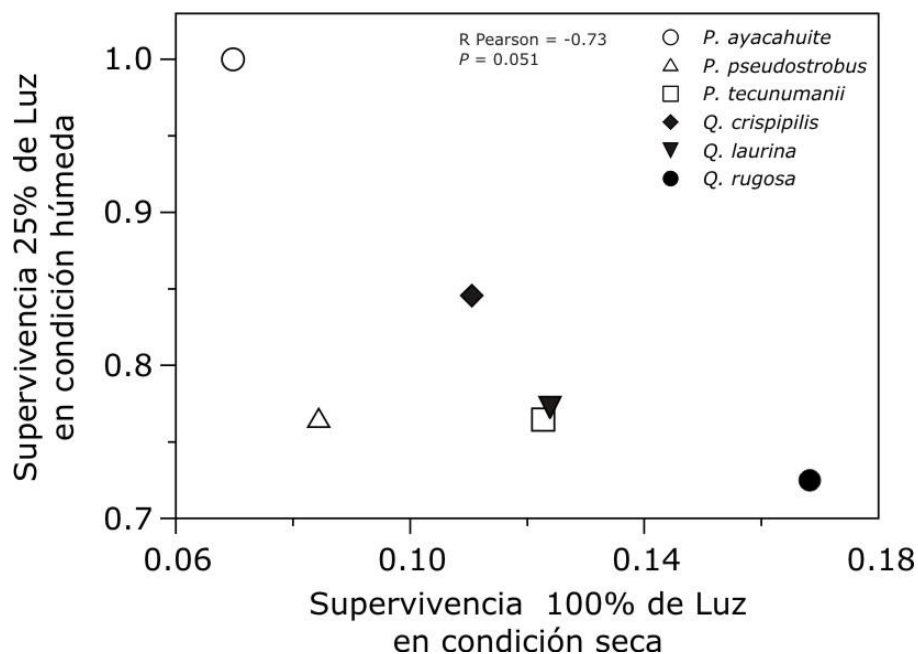


Figura 3. Supervivencia en condiciones de luz baja contra supervivencia en luz alta. Se muestran los valores de correlación R Pearson y significancia estadística.

Crecimiento en altura, diámetro y biomasa

Las tasas de crecimiento en altura, diámetro y biomasa fueron distintas entre las especies, y dichas tasas responden a la variación en el gradiente de luz y humedad en el suelo experimentado (Anexo 1 y Tabla 1). La variable de mayor respuesta fue la Tasa Relativa de Crecimiento en altura (TRCa), seguida de la de biomasa (TRCb) y diámetro (TRCd). Los atributos medidos variaron significativamente entre las especies, factor que contribuyó más a la variación que luz y agua (Tabla 1). No fue encontrada una interacción entre luz y agua indicando que el desempeño de las especies es mantenido por ambos factores de forma separada. Una interacción entre especie y luz solo fue encontrada para la TRCa. La TRCa entre las especies varió con un mínimo de $0.11 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ para *Q. crispipilis* y *P. ayacahuite*, en 100% de luz y en condiciones de menor humedad para la primera y mayor humedad para la segunda, hasta $0.29 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ para *Q. laurina* en 50% de luz y condiciones húmedas y $0.37 \text{ cm cm}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ para *P. tecunumanii* en condiciones de humedad media (Anexo 1). La TRCa fue significativamente diferente entre las condiciones de luz experimentadas para *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *P. tecunumanii* y *Q. crispipilis* en orden de mayor a menor variación (Tabla 1).

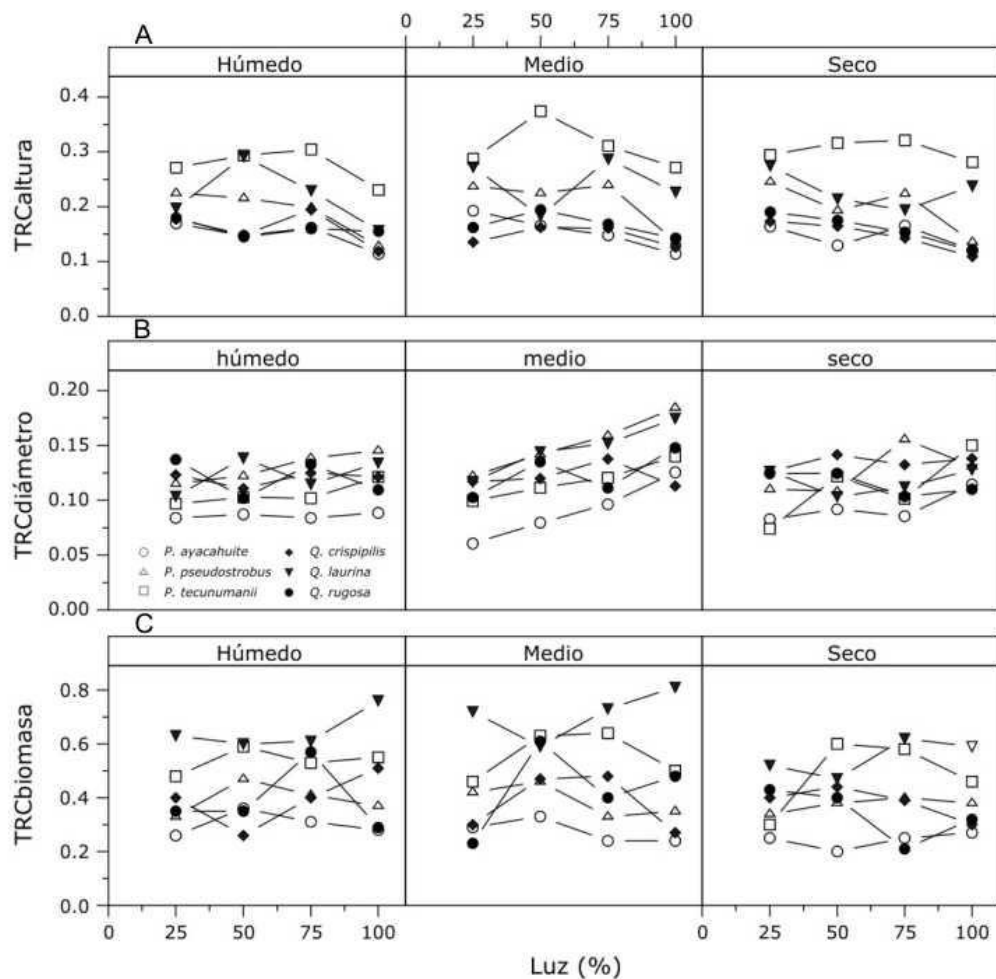


Figura 4. Tasa relativa de crecimiento en altura (A), diámetro (B) y biomasa (C) a lo largo del gradiente de luz y por especie.

Tabla 1. Resultados de ANOVA de las medidas biométricas de seis especies, se señalan en negro las *F* significativas a < 0.05. TCR= Tasa Relativa de Crecimiento; INC= Incremento.

Especie	Factor	TRC altura (cm*cm*mes ⁻¹)	TRC diámetro (cm*cm*mes ⁻¹)	Tamaño hojas (cm ²)	Copa (cm ²)	Hojas finales (No.)	INC altura (cm)	INC diámetro (cm)	INC hojas (No.)	INC volumen (cm ³)
<i>Quercus crispipilis</i>	Luz	3.670	0.311	2.614	2.517	0.924	3.96	0.294	0.912	4.336
	Agua	0.727	1.190	0.151	0.300	0.592	0.24	0.665	0.466	1.108
	L * A	1.248	0.412	1.009	0.906	0.185	1.08	0.757	0.167	1.147
<i>Quercus laurina</i>	Luz	1.170	0.922	0.640	0.989	1.760	1.29	1.54	2.290	2.19
	Agua	0.886	2.143	0.111	0.289	1.390	0.85	2.14	1.850	0.958
	L * A	5.167	0.638	0.617	1.304	1.860	2.69	0.665	2.080	0.28
<i>Quercus rugosa</i>	Luz	2.409	0.096	2.789	1.548	9.060	4.41	0.41	12.100	2.195
	Agua	0.210	0.286	1.043	0.757	1.050	0.17	0.356	0.688	1.301
	L * A	1.218	1.703	1.970	1.706	0.736	1.1	1.86	0.762	0.747
<i>Pinus ayacahuite</i>	Luz	12.090	2.960	---	6.318	---	14.9	2.86	---	2.643
	Agua	0.827	0.359	---	1.785	---	2.21	0.106	---	3.355
	L * A	1.590	1.210	---	0.624	---	1.11	0.934	---	1.078
<i>Pinus pseudostrobus</i>	Luz	23.170	4.706	---	9.776	---	25.4	6.26	---	8.569
	Agua	1.660	3.330	---	1.099	---	1.33	3.98	---	6.08
	L * A	0.928	0.602	---	1.358	---	1.61	0.585	---	3.072
<i>Pinus tecunumanii</i>	Luz	4.460	4.160	---	5.928	---	13.4	4.38	---	6.543
	Agua	2.780	0.670	---	0.628	---	2.28	0.921	---	4.252
	L * A	0.799	0.645	---	0.196	---	0.65	0.667	---	1.042

El agua no tuvo efecto significativo sobre la TRCa en ninguna especie y solo en *Q. laurina* se detectó la interacción entre la luz y el agua indicando respuestas contrarias de la TRCa a lo largo del la luz experimentada cuando las condiciones de humedad en el suelo cambian de húmedo a seco (Figura 4A). En general, las plántulas de todas las especies tuvieron los crecimientos en altura más altos en condiciones menos iluminadas (25%-50%) y bajo las tres condiciones de humedad en el suelo experimentadas (Figura 4A). *P. ayacahuite* crece más rápidamente en condiciones menos iluminadas con 0.16-0.17 en 25% de luz y 0.11-0.12 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en 100% de luz (Anexo 1). *P. pseudostrobus* hace lo mismo solo que con tasas mayores alas de *P. ayacahuite* en ambos extremos del gradiente (0.22-0.24 y 0.13-0.14 cm cm⁻¹ mes⁻¹ respectivamente). Las TCra de *P. tecunumanii* fueron mayores pero registradas en condiciones intermedias de luz (50-75%, 0.29-0.37 y 0.30-0.32 cm cm⁻¹ mes⁻¹ respectivamente; Figura 4A). *Q. crispipilis* creció más rápido en luz baja con 0.13-0.18 cm cm⁻¹ mes⁻¹ y en menor grado en luz alta con 0.11-0.13 cm cm⁻¹ mes⁻¹. La Tasa Relativa de Crecimiento en diámetro (TRCd) para las tres especies de pinos, mostró una respuesta contraria a la del crecimiento en altura, con TRCd mayores conforme la luz aumenta; en especial para *P. pseudostrobus* bajo condiciones intermedias de humedad (Figura 4B). Las plántulas de las tres especies de encino no presentan un patrón de aumento o disminución de la TRCd en relación al gradiente de luz experimentado, sin embargo, en condiciones de humedad media *Q. laurina* y *Q. rugosa* tienden a incrementar su diámetro cuando la luz aumenta (Anexo 1, Figura 4B). La TRCd vario de 0.06 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en *P. ayacahuite* cuando la luz es más baja (25%) y la humedad en el suelo es media, y 0.10 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en *Q. rugosa* con 50% de luz y suelo húmedo, hasta 0.18 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en *P. pseudostrobus* bajo luz alta (100%) y humedad media, y 0.17 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en *Q. laurina* en las mismas condiciones. La TRCd cambio significativamente en relación a la variación de la luz para las tres especies de pinos pero no para las especies de *Quercus* (Tabla 1). La variación en las condiciones de humedad experimentadas para cada especies solo fue significativa en *P. pseudostrobus*. La TRCd para *P. ayacahuite* aumento de 0.06-0.08 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en luz baja, hasta 0.09-0.12 cm cm⁻¹ mes⁻¹ en luz alta; en *P. pseudostrobus* de 0.11-0.12 a 0.13-0.18 cm cm⁻¹ mes⁻¹ y en *P. tecunumanii* de 0.07-0.10 a 0.12-0.15 cm cm⁻¹ mes⁻¹. En condiciones de mayor entrada de luz, la humedad en el suelo contribuyo a la variación en la TRCd de *P. pseudostrobus* con 0.13 en menor humedad (seco) y 0.18 en condiciones medias (Anexo 1). La Tasa Relativa de Crecimiento en biomasa (TRCb) aunque es muy variable entre las especies, solo es significativa a través de los rangos de luz experimentados para *P. tecunumanii* (Tabla 1). La TRCb entre las especies estudiadas vario de 0.20 g g⁻¹ mes⁻¹ en *P. ayacahuite* bajo 50% y 0.21 g g⁻¹ mes⁻¹ en *Q. rugosa* bajo 75% de luz (ambas en humedad baja), hasta 0.64 g g⁻¹ mes⁻¹ para *P. tecunumanii* en 75% de luz y 0.81 en *Q. laurina* en 100% de luz (ambas en humedad media; Figura 4C). Solo la respuesta de *P. tecunumanii* fue variable de manera significativa a través del gradiente de luz experimentado, con TRCb máximas en condiciones intermedia (50% y 75% de luz, con 0.59-0.60 g g⁻¹ mes⁻¹ y 0.53-0.64 g g⁻¹ mes⁻¹ respectivamente; Tabla 1).

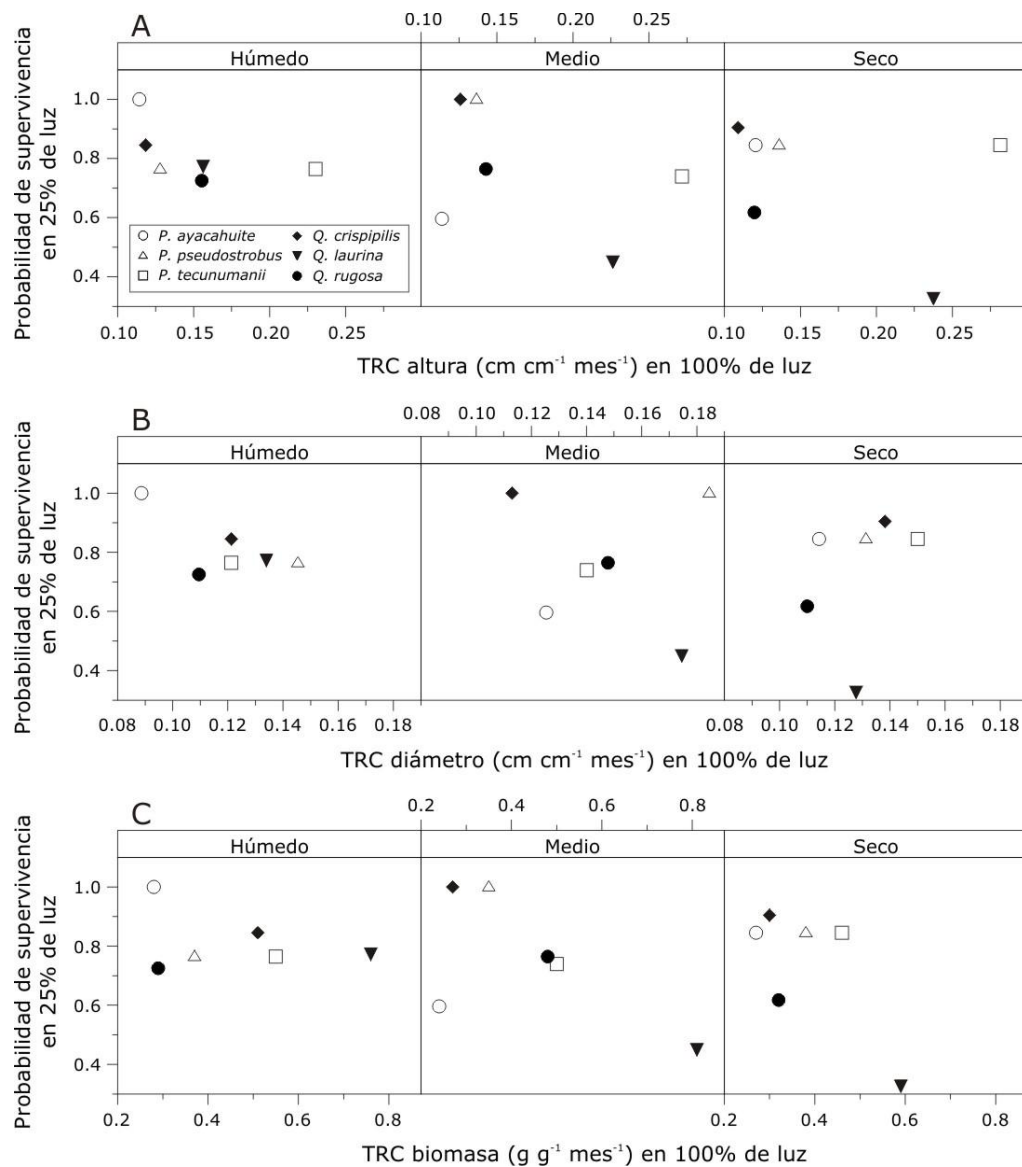


Figura 5. Supervivencia en luz baja contra tasa relativa de crecimiento en altura (A), diámetro (B) y biomasa (C) en luz alta por tres condiciones de humedad en el suelo.

No se encontró correlación entre la Tasa Relativa de Crecimiento en altura, diámetro y biomasa en luz alta (100%) y la supervivencia en luz baja (25%) para las seis especies estudiadas y bajo las tres condiciones de humedad en el suelo probadas (Figura 5). Es posible notar una diferenciación en la respuesta a nivel de género que disminuye la posible correlación. En general, las especies de *Quercus* siguen un patrón de respuesta negativa en condiciones de humedad media y baja, donde las especies de *Pinus* tienen un patrón incluso contrario (Figura 5B). En dichas condiciones, *Q. crispipilis* se presenta en el extremo de tasas altas de supervivencia y tasas bajas de crecimiento, mientras que *Q. laurina* se presenta de manera opuesta con tasas altas de crecimiento pero con tasas bajas de supervivencia (Figura 5). Cuando no se toma

en cuenta las condiciones de humedad experimentadas se presenta una correlación negativa solo en la variable de crecimiento expresada como biomasa en 100% de luz y la supervivencia de las seis especies en luz baja (R Pearson=0.811, $P=0.050$), indicando que especies que crecen más en luz alta, presentan tasas de supervivencia más bajas y viceversa, especie con supervivencia alta presentan tasas de crecimiento en biomasa más bajas (Figura 6C). Dado que *P. tecunumanii* muestra tasas altas en supervivencia y crecimiento en altura, la correlación negativa en ambas variables de desempeño, para el total de las especies, no puede ser posible (Figura 6A). Lo mismo pasa con *P. pseudostrobus* para la variable de crecimiento de diámetro mostrado en la Figura 6B.

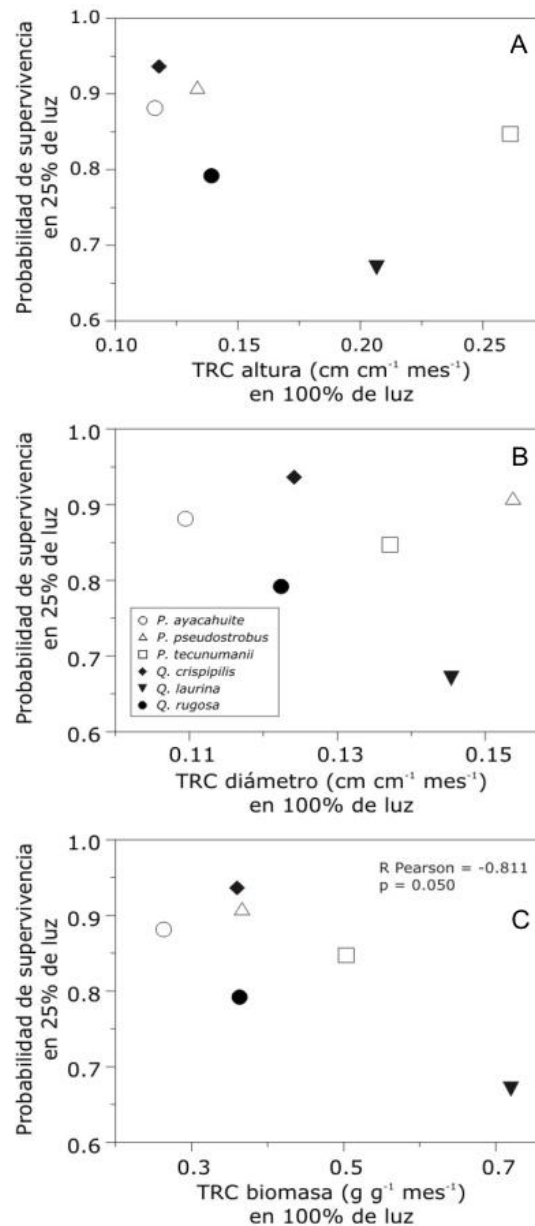


Figura 6. Supervivencia en luz baja contra tasa relativa de crecimiento en altura (A), diámetro (B) y biomasa (C) en luz alta sin efecto de la humedad en el suelo. Se muestran los valores de correlación cuando es significativo.

Fueron encontradas correlaciones positivas para las tasas de crecimiento en altura y biomasa en luz alta y luz baja y bajo casi todas condiciones de humedad experimentadas. Estas correlaciones indican que las especies se desempeñan de la misma forma en ambos extremos del gradiente diferenciándose solo en la velocidad del crecimiento (Figura 7). Sin embargo, especies como *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* crecen más rápido en altura bajo condiciones de luz baja, que en condiciones de luz alta (Figura 7A). Lo mismo hace *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* en condiciones de humedad baja. No se presentó correlación entre la TRCb en 100% de luz y la TRCb en 25% de luz cuando las condiciones de humedad son bajas. Se puede observar que en humedad media *Q. rugosa* crece a mayor velocidad bajo condiciones expuestas a la luz que en condiciones de iluminación baja (Figura 7C). La TRCd en luz alta y baja no presentó correlación alguna pero muestra respuestas opuestas entre la especies de los géneros (*Pinus* y *Quercus*) estudiados (Figura 7B). Cuando el efecto de la humedad es eliminado, se muestran correlaciones de la misma forma positiva para la TRCa ($R \text{ Pearson}=0.884$, $P=0.019$) y la TRCb ($R \text{ Pearson}=0.984$, $P=0.000$) de las seis especies en luz alta y luz baja (Figura 8A y B). En el desempeño de crecimiento en diámetro no se vuelve a mostrar correlación y nuevamente se presentan respuestas contrarias entre los grupos de especies de *Pinus* y *Quercus* (Figura 8B).

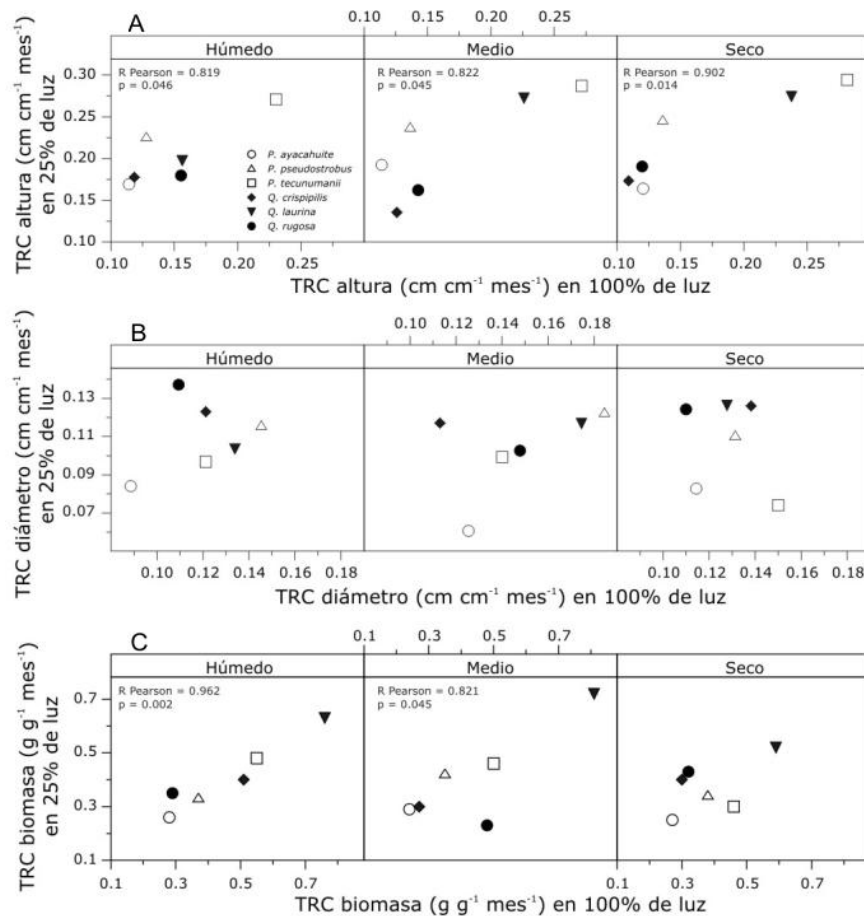


Figura 7. Tasa relativa de crecimiento en altura (A), diámetro (B) y biomasa (C) en luz baja contra tasa relativa de crecimiento en altura, diámetro y biomasa en luz alta, por tres condiciones de humedad en el suelo.

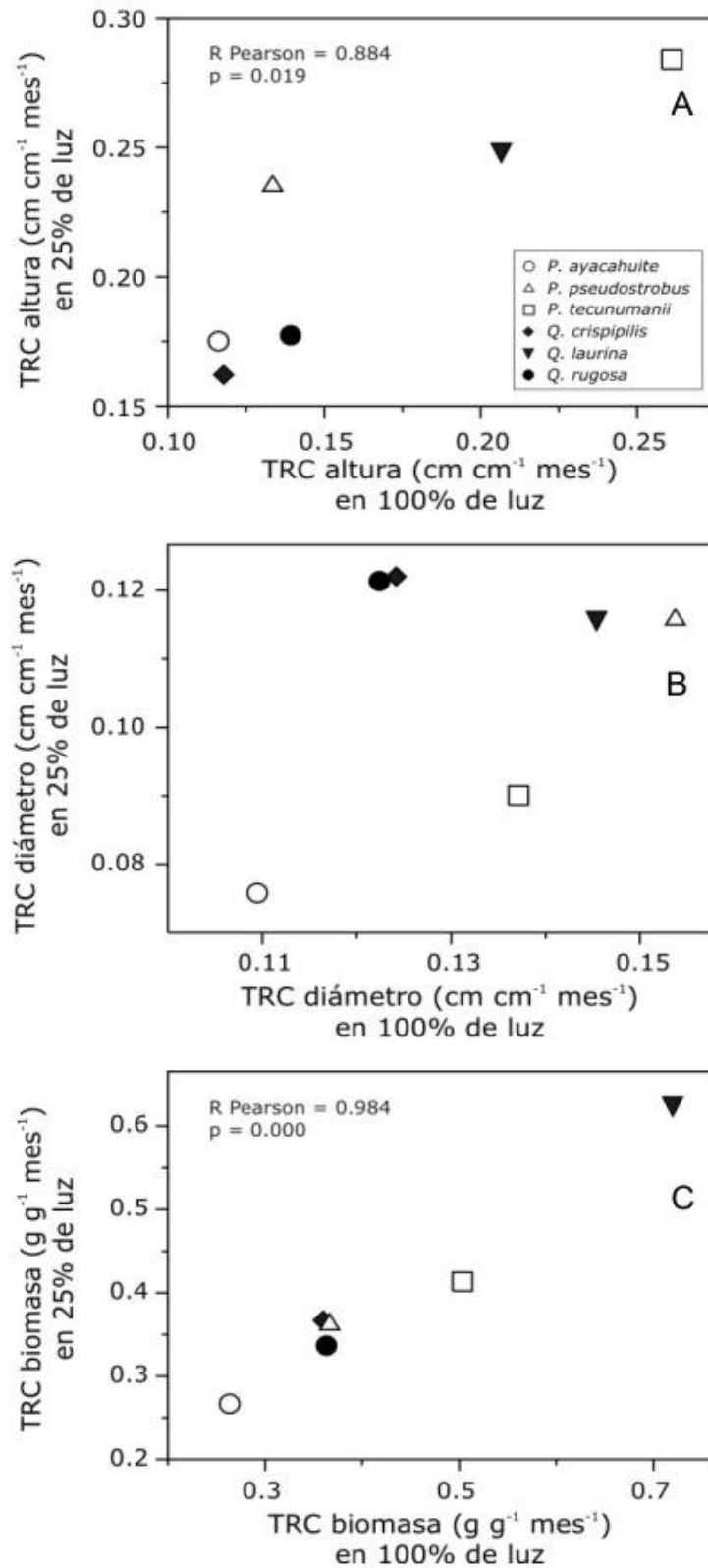


Figura 8. Tasa relativa de crecimiento en altura (A), diámetro (B) y biomasa (C) en luz baja contra tasa relativa de crecimiento en altura, diámetro y biomasa en luz alta, sin efecto de la humedad en el suelo. Se muestran los valores de correlación cuando es significativo.

Asignación de biomasa y Morfología

Se encontró gran variación en la asignación de biomasa y morfología entre las especies, pero no entre los niveles de luz y agua experimentados (Tabla 2). En general, para las especies de pino, la biomasa total disminuye en los niveles de luz alto (100%) y más bajo experimentado (25%); para las especies que encino disminuye conforme disminuye la luz. Los valores más altos en biomasa total alcanzados para las tres especies de pinos estudiados y *Q. rugosa*, fueron encontrados en los niveles de luz de 50 y 75%; mientras que para *Q. laurina* y *Q. crispipilis* fue en los niveles de 75 y 100%. En relación a la biomasa total obtenida, las especies se pueden acomodar de menor a mayor como sigue: *P. tecunumanii*, *P. ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa* (Tabla 2). Para *Pinus* spp. La asignación de biomasa, en general y a lo largo de los tratamientos de luz, siempre fue mayor en hojas, seguido de raíces y el tallo; sin embargo para *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* la asignación de biomasa fue similar en raíces y hojas bajo el tratamiento de 100% de luz. En *Quercus* spp. La asignación fue mayor para raíces, seguido de hojas y tallo a lo largo de los tratamientos de luz. Aunque no se presentan diferencias significativas en la asignación de la biomasa para cada una de las especies, a lo largo de los tratamientos de luz y agua; a nivel interespecífico se observan diferentes estrategias de asignación según la combinación de ambos factores (Figura 9). En condiciones de luz baja y suelos húmedos, las especies de encino asigna mayor biomasa a las raíces en comparación con las especies de pino, quienes asignan mayor biomasa a hojas (Figura 9A). Cuando experimentalmente el suelo se torna más seco y con mayor iluminación, *Q. laurina* asigna mayor biomasa a hojas, mientras que *P. pseudostrobus* lo hace a raíces y *P. ayacahuite* y *p. tecunumanii* a tallo (Figura 9D). Especies fue el factor determinante de la variación en las características morfológicas (SLA, LAR, Relación Raíz/Tallo y LWF en orden de importancia), fisiológicas (NAR) y de asignación de biomasa (LMR, SMR y RMR en orden de importancia). La Tasa Relativa de Crecimiento obtenida a partir de los componentes fisiológicos y morfológicos descritos arriba (TRCfm) también fue variable entre las especies. LAR parece ser más dependiente de la luz, siendo la única variable de respuesta con diferencia significativa a lo largo del gradiente experimentado (Tabla 4). Interacciones significativas luz*agua fueron encontradas para SLA y LAR, mostrando la importancia del efecto combinado de estos factores en determinar la variación en características relacionadas con las hojas. LMR, RMR y TRCfm fueron variables que mostraron variación significativa a la interacción especies*luz mostrando la importancia relativa de la luz en la manera de asignar la biomasa aérea y subterránea en cada una de las especies estudiadas (Tabla 5).

Tabla 2. Variables de biomasa (promedio \pm e.e) en peso seco y asignación de materia seca por órgano en plántulas de tres especies de *Pinus* y tres especies de *Quercus* bajo cuatro tratamientos de luz. Se presentan los acrónimos de las especies, Pinaya (*Pinus ayacahuite*), Pinpse (*Pinus pseudostrobus*), Pintec (*Pinus tecunumanii*), Quecri (*Quercus crispipilis*), Quelau (*Quercus laurina*) y Querug (*Quercus rugosa*).

Especie	LUZ	N	raíces	hojas	tallos	aérea	total	hojas	Tallos	raíces	aérea	aérea/ raíz	raíz/ aérea
	(%)		(g)					(%)					
Pinaya	25	18	0.13±0.01	0.16±0.00	0.07±0.00	0.24±0.01	0.37±0.02	45.2±2.1	20.3±0.9	34.5±2.6	65.5±2.6	2.35±0.39	0.57±0.06
	50	18	0.16±0.02	0.20±0.02	0.08±0.01	0.28±0.03	0.44±0.05	46.6±1.6	19.4±1.4	35.0±1.5	65.0±1.5	1.96±0.15	0.55±0.04
	75	18	0.15±0.02	0.18±0.02	0.07±0.00	0.25±0.02	0.39±0.03	45.1±1.4	18.8±1.0	36.1±1.5	63.9±1.5	1.88±0.16	0.58±0.04
	100	18	0.14±0.01	0.15±0.01	0.11±0.03	0.25±0.03	0.39±0.04	42.3±3.1	23.4±2.8	35.6±2.3	64.4±2.3	2.13±0.31	0.58±0.05
Pinpse	25	18	0.14±0.02	0.28±0.02	0.10±0.01	0.38±0.03	0.52±0.04	55.1±1.4	19.7±0.9	25.3±1.9	74.7±1.9	3.35±0.33	0.35±0.04
	50	18	0.18±0.02	0.35±0.03	0.10±0.01	0.46±0.04	0.64±0.05	55.1±1.8	16.5±0.9	28.4±1.9	71.6±1.9	2.79±0.24	0.42±0.04
	75	18	0.17±0.02	0.30±0.03	0.09±0.01	0.39±0.04	0.56±0.05	51.5±2.0	17.4±0.9	31.1±2.5	68.9±2.5	2.59±0.31	0.49±0.06
	100	18	0.21±0.02	0.24±0.02	0.09±0.01	0.33±0.03	0.53±0.04	45.5±2.1	17.1±0.7	37.4±2.0	62.6±2.0	1.82±0.16	0.63±0.05
Pintec	25	18	0.04±0.00	0.07±0.00	0.03±0.00	0.08±0.01	0.12±0.01	66.9±4.6	17.3±2.4	28.9±4.1	72.7±4.2	3.94±0.73	0.50±0.10
	50	18	0.07±0.01	0.11±0.01	0.04±0.00	0.14±0.01	0.21±0.02	56.3±4.4	16.1±1.3	32.1±3.4	67.9±3.4	3.06±0.66	0.55±0.09
	75	18	0.07±0.01	0.10±0.01	0.04±0.01	0.13±0.01	0.20±0.02	54.4±4.2	18.0±1.4	30.6±3.5	69.4±3.5	3.94±1.02	0.51±0.08
	100	18	0.03±0.00	0.10±0.01	0.04±0.01	0.12±0.01	0.15±0.02	73.8±3.2	18.1±1.8	19.1±2.7	80.9±2.7	6.55±1.06	0.26±0.05
Quecri	25	18	0.40±0.05	0.30±0.05	0.13±0.02	0.42±0.06	0.82±0.10	36.2±2.2	16.2±1.3	47.5±3.2	52.5±3.2	2.10±1.05	1.00±0.11
	50	18	0.45±0.06	0.29±0.05	0.14±0.02	0.44±0.07	0.88±0.12	33.5±1.9	16.0±1.0	50.4±2.2	49.6±2.2	1.05±0.09	1.09±0.10
	75	18	0.49±0.07	0.30±0.03	0.15±0.02	0.45±0.05	0.94±0.11	33.0±2.2	16.3±1.0	50.7±2.3	49.3±2.3	1.06±0.11	1.10±0.09
	100	18	0.44±0.08	0.30±0.05	0.15±0.02	0.45±0.07	0.89±0.15	35.4±1.4	18.4±2.0	46.2±2.5	53.8±2.5	1.44±0.33	0.92±0.08
Quelau	25	12	0.32±0.05	0.25±0.03	0.14±0.02	0.39±0.04	0.71±0.09	37.1±1.5	19.7±1.0	43.2±1.7	56.8±1.7	1.35±0.08	0.78±0.06
	50	12	0.27±0.04	0.23±0.04	0.14±0.02	0.36±0.06	0.63±0.09	39.1±3.6	20.4±2.2	42.2±3.1	57.8±3.1	1.57±0.25	0.78±0.09
	75	12	0.33±0.04	0.30±0.04	0.17±0.03	0.47±0.06	0.80±0.10	37.9±2.5	21.2±2.0	40.8±1.6	59.2±1.6	1.49±0.10	0.70±0.04
	100	12	0.46±0.11	0.41±0.08	0.19±0.03	0.60±0.11	1.06±0.21	40.2±2.6	19.5±1.1	40.4±3.2	59.6±3.2	1.68±0.24	0.74±0.10
Querug	25	18	0.34±0.05	0.30±0.05	0.16±0.02	0.46±0.07	0.80±0.11	35.1±2.4	22.9±2.1	42.0±2.3	58.0±2.3	1.49±0.13	0.78±0.08
	50	18	0.58±0.11	0.44±0.07	0.23±0.03	0.65±0.10	1.23±0.20	34.3±2.2	19.9±1.4	46.9±2.9	53.1±2.9	1.26±0.13	1.09±0.24
	75	18	0.50±0.09	0.34±0.06	0.19±0.03	0.52±0.09	1.01±0.17	33.9±2.5	19.5±1.4	47.7±2.5	52.3±2.5	1.22±0.15	0.98±0.09
	100	18	0.36±0.08	0.34±0.05	0.19±0.03	0.53±0.07	0.89±0.14	38.7±2.3	22.7±1.9	38.7±3.2	61.3±3.2	2.24±0.56	0.71±0.09

Tabla 3. Resultados de ANOVA de la biomasa bruta (g) y porcentaje de asignación por órgano de seis especies de pino y encino, se señalan en negro las *F* significativas a < 0.05.

Especie	Factor	Hojas	Tallo	Raíz	Biomasa aérea	Biomasa total	Asignación hojas	Asignación tallo	Asignación raíz	Asignación aérea	Relación raíz/tallo	Relación tallo/raíz
<i>Quercus crispipilis</i>	Luz	0.01	0.35	0.38	0.05	0.18	0.61	0.65	0.71	0.71	0.73	0.78
	Agua	0.26	0.09	0.04	0.20	0.10	0.77	0.26	0.24	0.24	0.18	0.77
	L * A	1.51	2.51	1.75	1.82	1.91	0.88	1.63	0.81	0.81	0.78	1.06
<i>Quercus laurina</i>	Luz	2.43	1.04	1.49	2.20	1.98	0.25	0.24	0.28	0.28	0.25	0.58
	Agua	1.43	1.46	1.73	1.69	1.84	1.23	1.52	0.88	0.88	0.75	0.88
	L * A	0.36	0.22	0.73	0.32	0.43	0.37	0.79	1.55	1.55	0.65	1.30
<i>Quercus rugosa</i>	Luz	1.05	1.17	2.12	0.99	1.49	0.87	1.02	2.31	2.31	1.45	2.38
	Agua	0.39	0.03	0.34	0.36	0.34	0.58	0.99	0.08	0.08	0.54	0.38
	L * A	2.19	1.41	1.65	2.06	1.82	1.64	0.83	0.90	0.90	0.56	1.06
<i>Pinus ayacahuite</i>	Luz	2.13	1.43	0.59	0.59	0.66	0.66	1.75	0.12	0.12	0.09	0.60
	Agua	2.93	0.59	1.80	0.70	1.13	0.83	1.99	0.66	0.66	0.69	0.53
	L * A	1.07	1.59	0.50	1.47	1.02	0.44	0.93	1.25	1.25	1.28	1.12
<i>Pinus pseudostrobus</i>	Luz	3.49	0.71	1.88	2.75	1.34	5.73	2.87	5.91	5.91	5.64	5.57
	Agua	0.95	0.18	0.16	0.70	0.58	0.48	0.64	0.09	0.09	0.08	0.46
	L * A	0.67	0.32	0.95	0.47	0.67	0.71	1.81	0.90	0.90	0.91	1.15
<i>Pinus tecunumanii</i>	Luz	3.12	0.63	4.57	3.99	5.38	4.58	0.91	2.77	2.56	2.46	2.80
	Agua	2.55	1.05	0.80	1.53	1.14	0.71	2.54	0.53	0.35	0.55	0.39
	L * A	0.70	1.56	0.21	0.65	0.36	0.43	2.66	0.56	0.47	0.66	0.82

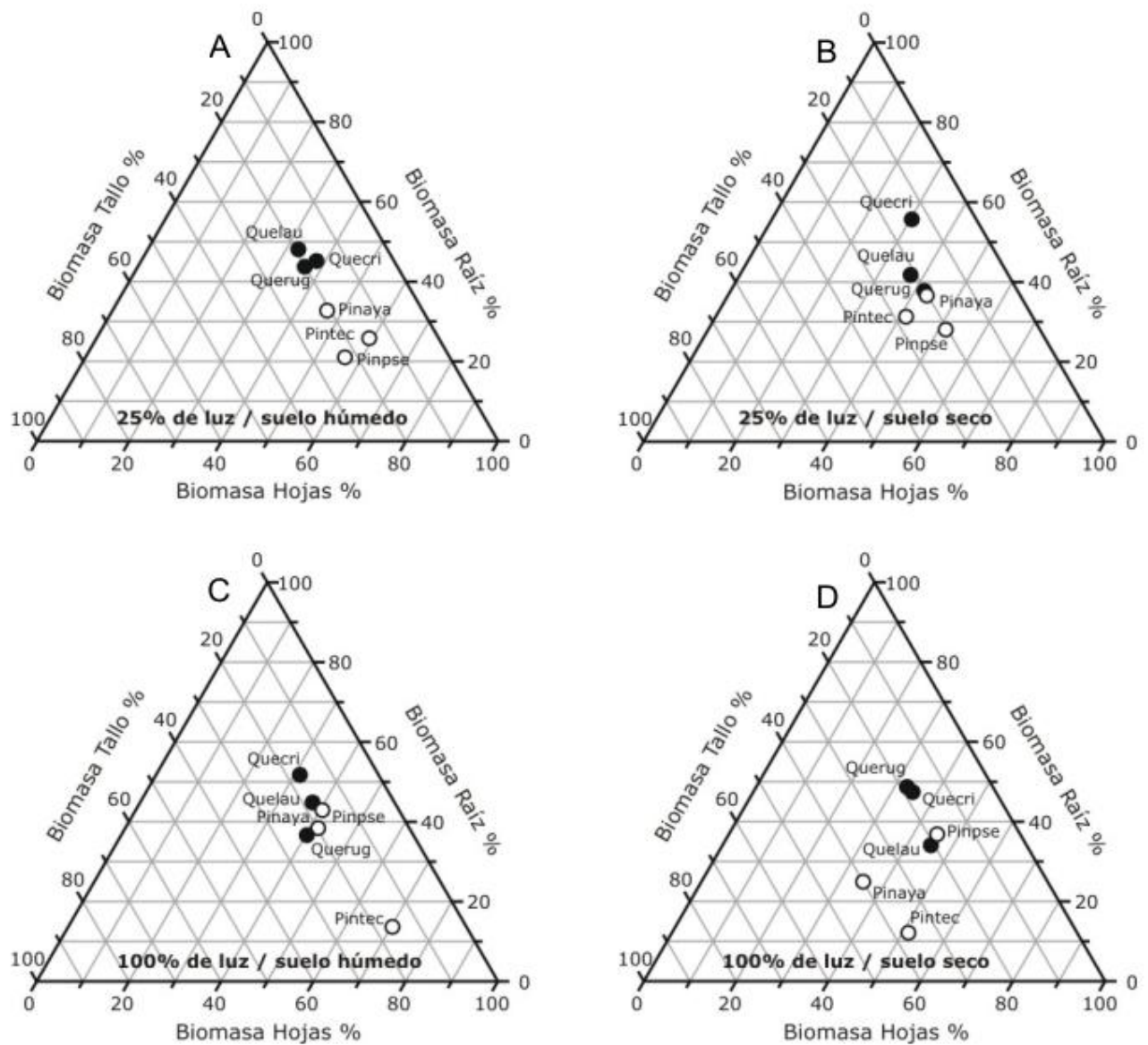


Figura 9. Patrones de asignación de biomasa para seis especies de pinos y encinos en condiciones óptimas humedad (A y C) y con bajo contenido de humedad (B y D) en niveles de luz de 25% (A y B) y 100% (C y D).

Tabla 4. Valores promedio de los componentes fisiológicos de tres especies de *Pinus* y tres especies de *Quercus* en cuatro condiciones de luz (%). Entre paréntesis se muestra el error estándar. TRCps= Tasa Relativa de Crecimiento con biomasa total [LNPesofinal-LNPesoinicial/3meses]; AFE= Área Foliar Específica (SLA), [área hoja/peso hoja]; RAF= Relación del Área Foliar (LAR), [área hoja/peso total]; FPF= Fracción del Peso Foliar (LWF), [peso hoja/peso total]; TAN= Tasa de Asimilación Neta (NAR ó URL), [(peso total final-peso total inicial)* (LN área foliar final-LN área inicial)/tiempo*área foliar final - área foliar inicial]; TRCfun= Tasa Relativa de Crecimiento funcional, [TAN*AFE*FPF ó TAN*RAF]

Especie	Luz (%)	TRCps (g.g⁻¹.mes⁻¹)	AFE (cm².g⁻¹)	RAF (cm².g⁻¹)	FPF (g.g⁻¹)	TAN (g.cm⁻².mes)	TRCfun (g.g⁻¹.mes⁻¹)
<i>Pinus ayacahuite</i>	100	0.36 (0.04)	39.18 (5.0)	15.48 (2.56)	0.39 (0.02)	0.023 (0.00)	0.29 (0.03)
	75	0.32 (0.04)	36.16 (5.0)	16.29 (2.56)	0.46 (0.02)	0.019 (0.00)	0.27 (0.03)
	50	0.39 (0.04)	48.51 (5.0)	22.61 (2.56)	0.47 (0.02)	0.020 (0.00)	0.37 (0.03)
	25	0.32 (0.04)	43.06 (5.0)	20.76 (2.56)	0.47 (0.02)	0.016 (0.00)	0.30 (0.03)
<i>Pinus pseudostrobus</i>	100	0.42 (0.06)	28.15 (2.9)	13.12 (1.62)	0.46 (0.02)	0.024 (0.00)	0.27 (0.03)
	75	0.50 (0.06)	36.51 (2.9)	19.35 (1.62)	0.54 (0.02)	0.022 (0.00)	0.40 (0.03)
	50	0.53 (0.06)	34.95 (2.9)	19.57 (1.62)	0.56 (0.02)	0.023 (0.00)	0.43 (0.03)
	25	0.43 (0.06)	47.74 (2.9)	26.96 (1.62)	0.55 (0.02)	0.016 (0.00)	0.38 (0.03)
<i>Pinus tecunumanii</i>	100	0.44 (0.04)	107.53 (17.1)	48.51 (8.30)	0.50 (0.04)	0.01 (0.00)	0.39 (0.03)
	75	0.57 (0.04)	90.17 (17.1)	42.10 (8.30)	0.49 (0.04)	0.01 (0.00)	0.47 (0.03)
	50	0.58 (0.04)	85.36 (17.1)	39.05 (8.30)	0.51 (0.04)	0.02 (0.00)	0.45 (0.03)
	25	0.40 (0.04)	124.59 (17.1)	57.74 (8.30)	0.49 (0.04)	0.01 (0.00)	0.36 (0.03)
<i>Quercus crispipilis</i>	100	0.35 (0.05)	18.56 (2.4)	6.56 (0.84)	0.35 (0.03)	0.047 (0.01)	0.22 (0.03)
	75	0.40 (0.05)	17.93 (2.4)	5.45 (0.84)	0.33 (0.03)	0.050 (0.01)	0.25 (0.03)
	50	0.35 (0.05)	20.15 (2.4)	6.78 (0.84)	0.35 (0.03)	0.045 (0.01)	0.22 (0.03)
	25	0.28 (0.05)	17.95 (2.4)	6.45 (0.84)	0.37 (0.03)	0.033 (0.01)	0.19 (0.03)
<i>Quercus laurina</i>	100	0.69 (0.08)	13.64 (1.6)	5.52 (0.89)	0.40 (0.03)	0.123 (0.02)	0.51 (0.05)
	75	0.62 (0.08)	14.51 (1.6)	5.28 (0.89)	0.38 (0.03)	0.098 (0.02)	0.47 (0.05)
	50	0.52 (0.08)	14.51 (1.6)	6.04 (0.89)	0.39 (0.03)	0.086 (0.02)	0.37 (0.05)
	25	0.59 (0.08)	14.63 (1.6)	5.39 (0.89)	0.37 (0.03)	0.091 (0.02)	0.45 (0.05)
<i>Quercus rugosa</i>	100	0.34 (0.09)	15.64 (3.0)	5.85 (0.81)	0.39 (0.03)	0.046 (0.01)	0.23 (0.05)
	75	0.35 (0.09)	21.97 (3.0)	6.77 (0.81)	0.34 (0.03)	0.053 (0.01)	0.23 (0.05)
	50	0.44 (0.09)	19.01 (3.0)	6.67 (0.81)	0.36 (0.03)	0.058 (0.01)	0.33 (0.05)
	25	0.31 (0.09)	25.79 (3.0)	8.38 (0.81)	0.35 (0.03)	0.034 (0.01)	0.24 (0.05)

Tabla 5. Resultados de ANOVA de los componentes fisiológicos de plántulas de tres especies de *Pinus* y tres especies de *Quercus*. Se señalan en negrita las F significativas a $P < 0.05$ y $* > 0.05 < 0.1$. TRCps= Tasa Relativa de Crecimiento con biomasa total; AFE= Área Foliar Específica (SLA); RAF= Relación del Área Foliar (LAR); FPF= Fracción del Peso Foliar (LWF); TAN= Tasa de Asimilación Neta (NAR ó URL); TRCfun= Tasa Relativa de Crecimiento funcional.

Especies	Factor	TRCps (g.g ⁻¹ .mes ⁻¹)	AFE (cm ² .g ⁻¹)	RAF (cm ² .g ⁻¹)	FPF (g.g ⁻¹)	TAN (g.cm ⁻² .mes)	TRCfun (g.g ⁻¹ .mes ⁻¹)
<i>Quercus crispipilis</i>	Luz	0.842	0.184	0.501	0.335	0.802	0.779
	Agua	0.783	0.877	0.646	0.768	0.739	0.698
	L * A	1.459	0.462	0.833	0.682	1.436	1.532
<i>Quercus laurina</i>	Luz	0.795	0.085	0.141	0.227	1.153	1.338
	Agua	0.447	0.272	1.495	1.279	1.757	1.913
	L * A	0.116	0.372	0.238	0.391	0.342	0.262
<i>Quercus rugosa</i>	Luz	0.415	2.055	1.723	0.491	0.406	1.110
	Agua	0.199	0.189	0.455	0.409	0.583	0.276
	L * A	1.132	1.206	0.551	1.594	0.124	2.786
<i>Pinus ayacahuite</i>	Luz	0.712	0.353	0.163	2.634*	0.180	1.925
	Agua	0.322	0.710	0.987	0.182	0.703	0.314
	L * A	0.927	0.881	0.943	0.911	0.775	0.894
<i>Pinus pseudostrobus</i>	Luz	0.798	7.877	12.201	4.734	0.805	5.097
	Agua	0.537	5.711	5.769	0.827	2.333	1.622
	L * A	0.225	0.103	2.823	1.415	0.472	0.886
<i>Pinus tecunumanii</i>	Luz	4.851	1.095	0.989	0.074	2.343*	3.743
	Agua	2.954*	0.154	0.351	0.714	2.871*	2.907*
	L * A	0.851	3.059	1.846	1.633	0.757	0.889

Discusión

En general nuestros resultados muestran diferencias importantes entre las especies de pinos y encinos, en supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa, a lo largo de las condiciones de luz y agua experimentadas. La supervivencia fue variable entre las especies y dentro de las especies, más en relación a la luz que a la humedad en el suelo. Sin embargo se ha evidenciado que el efecto combinado de dichas variables puede limitar el desempeño de especies leñosas (Sack y Grubb 2002). En este trabajo todas las especies mostraron las tasas de supervivencia más bajas en total exposición a la luz y en condiciones de menor humedad en el suelo, lo que sugiere un mayor impacto de la sequía a través del gradiente de luz (Sack y Grubb 2002, Sack 2004). Smith and Huston (1989) han propuesto la existencia de un conflicto entre la tolerancia a la sombra y la tolerancia a la sequía, sugiriendo que especies tolerantes a la sombra son más vulnerables a la sequía que las especies demandantes de luz. En este estudio se detectó la existencia de dicho conflicto; nuestros resultados experimentales presentan una relación significativa entre

tolerancia a la sequía y tolerancia a la sobra para las seis especies estudiadas. Algunas especies presenta menor respuesta a la sombra pero mayor respuesta a la sequía (*Q. rugosa*) y viceversa (*P. ayacahuite*). Solo *P. pseudostrobus* presenta baja respuesta a la sequía y baja respuesta a la sombra. La supervivencia y el crecimiento fueron relacionadas para identificar si conformaban un conflicto entre supervivencia en luz baja y crecimiento en luz alta (Kitajima 1994; Kobe et al. 1995; Pacala et al. 1996; Kobe 1999). Este conflicto solo fue detectado con respecto a la tasa relativa de crecimiento en biomasa y no para la tasa relativa de crecimiento en altura y diámetro. Especies que crecen más en luz alta, como *Q. laurina*, presentan tasas de supervivencia más bajas y viceversa, especie con supervivencia alta presentan tasas de crecimiento en biomasa más bajas como *P. ayacahuite*.

Los resultados en crecimiento muestran una relación inversa a la detectada para la conformación de un conflicto con respecto al crecimiento en luz baja contra crecimiento en luz alta como ha sido sugerido (Boardman 1977; Bazzaz 1979; Agyeman 1999; Williams et al. 1999). Nuestros resultados muestran una relación positiva de las tasas relativas de crecimiento en altura y biomasa en luz baja contra luz alta como también ha sido encontrado en otros estudios (Loach 1970; Ramos y Grace 1990; Chazdon 1992; Kitajima 1994; Grubb et al. 1996; Bloor and Grubb 2003). En este trabajo plántulas de especies como *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* crecen más rápido en altura bajo condiciones de luz baja, que en condiciones de luz alta.

Las especies de encinos en este trabajo mostraron una mayor proporción biomasa subterránea / biomasa aérea, mayor fracción de biomasa asignada a raíz, una menor fracción de biomasa asignada a hojas y una menor razón de área foliar. *Pinus spp.*, especies comparativamente más intolerantes a la sombra, mostraron los rasgos opuestos. Se ha sugerido que diferencias en la asignación de biomasa y la morfología determinan la variación en la tolerancia a la sombra, así como también a la sequía (Reich et al. 2003; Ludlow 1989). Sack et al. (2003) mencionan que algunas características como mayor asignación de biomasa a raíces o mantener baja área foliar, puede reducir la demanda de agua o de otros recursos para el crecimiento. En este trabajo, la biomasa total obtenida, para las especies se pueden acomodar de menor a mayor como sigue: *P. tecunumanii*, *P. ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa*. Para *Pinus spp.* La asignación de biomasa, en general y a lo largo de los tratamientos de luz, siempre fue mayor en hojas, seguido de raíces y el tallo. En *Quercus spp.* La asignación fue mayor para raíces, se guido de hojas y tallo a lo largo de los tratamientos de luz. En este sentido, se menciona que las especies tolerantes a la sombra, y acorde con las especies aquí estudiadas, presentan una estrategia conservadora basada en una alta tasa de asignación de biomasa a raíces y estructura de soporte (Kitajima 1994; Walters and Reich 1999; Reich et al. 2003) más que a estructuras y formas de captura eficiente de la luz (Bazzaz 1979).

Diferencias entre las especies en supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa a lo largo del gradiente experimental propuesto y los conflictos identificados en este estudio, dan cuenta de la posible diferenciación de nicho como mecanismo en los bosques de montaña neotropicales desarrollados en los Altos de Chiapas, México. Sin embargo, este estudio muestra resultados observados en etapas muy tempranas de desarrollo de las plantas como lo son las plántulas. Se requiere reconocer la respuesta en otras etapas de desarrollo como son los juveniles y adultos y determinar su importancia en la estructuración y organización de los bosques aquí estudiados.

Anexo 1. Valores promedio del tamaño y morfología para seis especies en cuatro niveles de luz y tres niveles de humedad (Agua) en el suelo. También se muestra el porcentaje de supervivencia al final del experimento (Super). TCR= Tasa Relativa de Crecimiento; INC= Incremento.

Especie	Luz (%)	Agua	TRC altura (cm*cm*mes ⁻¹)	TRC diámetro (cm*cm*mes ⁻¹)	Tamaño Hojas (cm ²)	Copa (cm ²)	Número Hojas	INC altura (cm)	INC diámetro (cm)	INC hojas (número)	INC volumen (cm ³)	Super (%)
<i>Pinus ayacahuite</i>	25	húmedo	0.169	0.084		41.11		4.15	0.04		0.177	100
		medio	0.192	0.061		36.95		4.44	0.03		0.148	85
		seco	0.164	0.083		41.77		3.74	0.04		0.160	95
	50	húmedo	0.147	0.087		37.33		3.28	0.04		0.160	100
		medio	0.165	0.080		38.95		3.81	0.04		0.170	100
		seco	0.129	0.092		30.43		2.84	0.04		0.147	95
	75	húmedo	0.161	0.084		34.50		3.53	0.04		0.165	95
		medio	0.148	0.096		30.93		3.39	0.05		0.173	95
		seco	0.165	0.086		23.62		3.59	0.04		0.141	80
	100	húmedo	0.114	0.089		25.43		2.61	0.05		0.143	70
		medio	0.114	0.125		24.33		2.61	0.06		0.154	70
		seco	0.121	0.114		16.69		2.42	0.05		0.078	30
<i>Pinus pseudostrobus</i>	25	húmedo	0.225	0.115		101.40		6.22	0.05		0.211	90
		medio	0.237	0.122		103.46		6.55	0.06		0.281	100
		seco	0.245	0.110		108.65		7.18	0.05		0.319	95
	50	húmedo	0.216	0.122		105.60		5.91	0.06		0.282	100
		medio	0.225	0.142		126.05		6.35	0.07		0.378	100
		seco	0.193	0.108		61.22		4.76	0.05		0.186	95
	75	húmedo	0.199	0.139		79.30		5.34	0.07		0.259	95
		medio	0.240	0.159		99.79		6.35	0.08		0.412	100
		seco	0.224	0.156		87.37		5.98	0.08		0.359	100
	100	húmedo	0.128	0.145		27.13		3.00	0.08		0.218	85
		medio	0.136	0.184		37.31		3.22	0.09		0.230	80
		seco	0.136	0.131		35.40		3.14	0.07		0.098	35

Pinus tecunumanii	25	húmedo	0.271	0.097		21.21	4.89	0.03		0.094	90	
		medio	0.287	0.099		23.27	5.00	0.04		0.101	90	
		seco	0.294	0.074		21.92	5.08	0.02		0.075	95	
	50	húmedo	0.293	0.103		25.61	5.45	0.04		0.117	95	
		medio	0.374	0.111		26.78	6.50	0.04		0.127	100	
		seco	0.317	0.122		22.75	5.28	0.04		0.116	100	
	75	húmedo	0.304	0.102		20.49	4.94	0.04		0.087	80	
		medio	0.311	0.121		24.22	5.63	0.05		0.143	100	
		seco	0.321	0.101		20.96	5.45	0.04		0.110	95	
	100	húmedo	0.230	0.121		12.33	3.36	0.04		0.080	90	
		medio	0.272	0.140		11.15	3.83	0.05		0.093	75	
		seco	0.281	0.150		9.50	3.56	0.05		0.049	40	
Quercus crispipilis	25	húmedo	0.178	0.123	9.283	71.47	9.5	4.24	0.07	5.5	0.374	95
		medio	0.135	0.117	9.252	73.23	8.6	3.72	0.07	4.7	0.361	100
		seco	0.173	0.126	7.879	69.00	8.7	4.13	0.07	4.3	0.326	95
	50	húmedo	0.149	0.111	7.719	63.39	10.0	3.34	0.06	5.9	0.246	90
		medio	0.162	0.120	8.338	76.19	9.9	4.24	0.07	5.7	0.390	100
		seco	0.165	0.142	7.561	58.88	10.2	4.00	0.08	5.7	0.315	95
	75	húmedo	0.194	0.125	7.039	59.83	10.8	4.54	0.07	6.4	0.344	100
		medio	0.160	0.138	8.366	68.28	9.4	3.87	0.08	5.7	0.359	95
		seco	0.143	0.132	8.348	71.92	9.1	3.19	0.07	5.1	0.262	90
	100	húmedo	0.118	0.121	6.414	49.32	9.3	2.81	0.07	4.9	0.286	95
		medio	0.126	0.113	5.632	38.44	9.4	2.67	0.06	5.2	0.164	90
		seco	0.109	0.138	7.264	57.68	8.9	2.63	0.08	5.1	0.161	40
Quercus laurina	25	húmedo	0.197	0.103	5.184	55.39	9.2	5.29	0.06	4.9	0.288	92
		medio	0.272	0.117	5.019	51.56	12.9	7.25	0.06	8.4	0.299	77
		seco	0.274	0.126	5.867	61.30	10.7	6.83	0.07	6.8	0.248	69
	50	húmedo	0.291	0.138	5.950	59.30	12.9	7.30	0.08	8.9	0.362	77
		medio	0.183	0.144	5.297	50.02	13.1	4.59	0.07	6.9	0.300	92
		seco	0.214	0.103	5.059	36.13	11.3	5.71	0.06	6.7	0.224	64
	75	húmedo	0.229	0.115	5.462	53.60	12.4	5.84	0.06	7.0	0.337	91

<i>Quercus rugosa</i>	100	medio	0.286	0.152	6.097	56.85	13.0	7.61	0.09	9.3	0.372	75
		seco	0.194	0.112	6.079	62.64	11.6	5.38	0.06	7.0	0.263	73
		húmedo	0.156	0.134	5.897	48.74	12.3	3.50	0.07	8.2	0.162	44
	25	medio	0.226	0.175	10.307	71.67	14.0	5.63	0.10		0.206	36
		seco	0.237	0.128	5.658	61.52	14.6	5.90	0.07	10.7	0.183	45
		húmedo	0.180	0.137	15.242	88.17	6.8	5.45	0.08	4.1	0.456	90
	50	medio	0.162	0.103	10.877	62.24	6.6	4.31	0.06	3.5	0.290	90
		seco	0.190	0.124	11.332	73.94	6.6	5.26	0.07	3.6	0.336	85
		húmedo	0.145	0.102	8.078	49.41	6.9	3.97	0.06	3.6	0.402	95
	75	medio	0.194	0.135	12.376	76.45	6.8	5.09	0.08	3.8	0.402	80
		seco	0.175	0.125	11.461	60.16	7.8	4.81	0.08	4.8	0.403	80
		húmedo	0.160	0.133	12.478	80.07	6.8	4.47	0.08	4.2	0.411	80
	100	medio	0.168	0.111	9.265	49.49	7.8	4.14	0.07	5.1	0.318	90
		seco	0.153	0.103	9.066	57.97	7.8	4.24	0.06	4.7	0.231	70
		húmedo	0.155	0.109	7.261	45.68	9.8	3.83	0.06	7.3	0.241	75
		medio	0.143	0.148	8.497	47.35	8.6	3.39	0.10	6.1	0.318	70
		seco	0.120	0.110	9.366	61.46	9.9	3.20	0.07	7.8	0.211	50

5

Respuestas diferenciales de plántulas de pinos y encinos a la sombra y sequía

Resumen

El presente trabajo tiene como propósito reconocer el efecto del ambiente lumínico y de humedad en el suelo de bosques dominados por pino y encino, y su relación con las estrategias de regeneración de pinos (*Pinus* spp.) y encinos (*Quercus* spp.) nativos Los Altos de Chiapas. Se evalúa experimentalmente la asignación de recursos en plántulas de pinos y encinos nativos como respuesta al efecto combinado de niveles de luz y agua. Se analiza el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Pinus ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii*, *Quercus candicans*, *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* en tres niveles de luz (5, 15 y 25%) y dos de humedad en el suelo (25% y 13%), para conocer sus límites de tolerancia a estos recursos y establecer diferencias en su nicho de regeneración. El crecimiento en altura, diámetro y biomasa para las especies fue mayor conforme el nivel de luz aumentó, y la humedad tuvo un menor efecto. En luz, pinos y encinos asignaron más biomasa a hojas y tallo que a raíz, pero el patrón fue mayor para los pinos; en sombra los pinos mantuvieron este comportamiento pero en los encinos la asignación a estructuras aéreas y raíz fue similar. Los pinos exhibieron una menor tolerancia a la sombra y un mayor crecimiento en luz que los encinos. Se encontró evidencia de conflictos (trade off) entre la supervivencia en sombra y el crecimiento en luz para las especies, así como entre el crecimiento en sombra contra el crecimiento en luz, no así para la tolerancia a la sombra contra la tolerancia a la sequía.

Introducción

Generalmente las especies forestales a través de su ciclo de vida se enfrentan a diversas presiones ambientales selectivas, de las cuales la disponibilidad de luz a nivel del rodal es un factor altamente limitante para su establecimiento, crecimiento y supervivencia. Las fases tempranas en la vida de las especies como el estadio de plántula, son críticas ya que el ambiente lumínico al que se enfrentan las plántulas bajo el dosel es limitado, y con esto su desempeño está condicionado por la capacidad de sobrevivir y crecer en condiciones de poca luz o sombra. Esta capacidad de sobrevivir y crecer en ambientes limitados, son el resultado de diversos mecanismos morfológicos y funcionales que las plántulas desarrollan para aumentar sus posibilidades de éxito y avanzar a un siguiente estadio de vida (Clark y Clark, 1992; Kobe, 1999).

En un ambiente limitado por luz, las plántulas pueden desarrollar mecanismos que les permitan un aprovechamiento más eficiente del recurso y por tanto ser más competitivas con otras especies presentes en el ecosistema, o bien especializarse en aprovechar una fracción concreta del gradiente lumínico y con esto disminuir la competencia con otras plántulas mediante la "diferenciación o partición del nicho". Este mecanismo fue propuesto por primera vez por Grubb (1977) y ha permitido explicar en varios sistemas, la coexistencia de dos o más especies con requerimientos en apariencia similares, y así el ecosistema puede contener un mayor número de especies.

En plántulas que crecen en la sombra, se han descrito mecanismos relacionados con la asignación de recursos privilegiando los órganos fotosintéticos para maximizar la ganancia de biomasa. Otro mecanismo descrito consiste en la asignación a estructuras de almacenamiento como la raíz, para tener reservas suficientes que permitan resistir periodos prolongados en la sombra, hasta que ocurra la apertura de un claro en el dosel.

Favorecer la asignación de recursos para realizar una función invariablemente limitará la asignación para la realización de otras, ante esta situación, se puede decir que la planta "compromete" una función en pro de realizar otra, que en el peor de los casos le puede significar la muerte. Estos conflictos (trade off's) han sido ampliamente estudiados en ecología forestal (Smith y Huston, 1989; Kitajima, 1994; Veneklaas y Poorter, 1998; Sanchez-Gomez et al. 2006; Myers and Kitajima, 2007); por ejemplo, en un ambiente limitado por luz aquellas especies que asignan más recursos al crecimiento alcanzarán la luz rápidamente pero la probabilidad de morir en el intento aumenta notablemente ya que ante algún daño ocasionado por la caída de un árbol, por patógenos o herbívoros, no disponen de reservas que les permitan recuperarse rápidamente. En el otro caso, las especies que conservan mejor sus recursos en órganos de almacenamiento, aumentan su probabilidad de supervivencia en niveles de luz escasos, pero la ganancia en altura es mínima

(Valladares et al. 2003). Así, la identificación de los mecanismos que las plántulas desarrollen por la limitación de luz o de humedad en el suelo, permitirán establecer diferencias interespecíficas en su nicho de regeneración así como conocer sus requerimientos de hábitat y sus niveles máximos de tolerancia a la sombra o a la sequía (Zavala, 2000).

Estas diferencias de las especies, exhibidas morfológica y funcionalmente como respuesta a gradientes ambientales, son claves en la dinámica de regeneración de las comunidades forestales (Grubb, 1977; Pacala y Tilman 1994; Silvertown, 2004). Así mediante la identificación de la respuesta de las plántulas a la sombra y los conflictos derivados, se podrá tener un conocimiento mecanicista de su dinámica de regeneración en un determinado hábitat forestal (Ninemets, 2006), lo cual es de importancia para la elaboración de programas de reintroducción o reforestación.

En este capítulo se evaluó experimentalmente el crecimiento y la supervivencia de plántulas de pinos (*Pinus*) y encinos (*Quercus*) nativos de Los Altos de Chiapas en relación a la disponibilidad de luz y humedad, con el propósito de identificar los mecanismos morfológicos que permiten su coexistencia. Las especies de *Pinus* y *Quercus* que se establecen de manera natural en Los Altos de Chiapas tienen afinidad por sitios con buena iluminación, aunque en la fase de plántula los encinos pueden resistir por más tiempo la sombra que los pinos (González-Espinosa et al. 1991; Quintana-Ascencio et al. 1992; Camacho-Cruz et al. 2000). Pinos y encinos se regeneran preferentemente en áreas abiertas o con escasa cubierta del dosel, característico de áreas perturbadas; si bien bajo doseles densos pueden existir plántulas de pinos y encinos, difícilmente se observa su presencia en la fase de juveniles. Las especies que se estudiaron fueron *Pinus ayacahuite* C. Ehreimb. ex Schltdl., *P. pseudostrobus* Lindl. y *P. tecunumanii* Eguiluz et J.P. Perry., *Quercus candicans* Nee., *Q. crassifolia* Humb et Bompl. y *Q. crispipilis* Trel. Estas especies son elementos comunes del dosel en zonas con altitud mayor a los 2000 m y se regeneran preferentemente en áreas abiertas; aunque en bosques con dosel cerrado puede haber abundancia estacional de sus plántulas raramente llegan a estadios juveniles (Quintana-Ascencio et al. 1992; Quintana-Ascencio et al. 2004). *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* son especies propias de regiones frías y húmedas con altitud superior a los 3000 m (Farjon, 1996) aunque *P. pseudostrobus* también muestra afinidad por sitios secos, ambas especies se distribuyen de manera natural en el norte y centro de México principalmente y comúnmente se encuentran asociados con encinos (Farjon, 1996). *Pinus tecunumanii* se distribuye desde Chiapas, México hasta Nicaragua; en Centroamérica habita bosques con dosel casi cerrado, en México se le encuentra asociado generalmente con latifoliadas como *Liquidambar styraciflua* en bosques cálidos y húmedos (Farjon, 1996). Los árboles maduros de *P. tecunumanii* pueden alcanzar hasta 55 m en altura y más de 100 cm de

Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) en suelos fértiles y profundos de bosques de niebla en Guatemala y Honduras. El árbol es fácilmente reconocido por su copa angosta y su corteza delgada, rojiza y escamosa y conos pequeños, su madera tiene un color amarillento.

En los Altos de Chiapas las tres especies de pinos muestran afinidad por ambientes secos, además *P. ayacahuite* y *P. tecunumanii* han sido asociados con sitios fríos en regiones altas mientras que *P. pseudostrobus* con ambientes cálidos de marcada estacionalidad y suelos con baja fertilidad (Galindo-Jaimes, 2002; Alba-López et al. 2003). En esta región los pinos poseen alto valor económico por su uso maderable, en cuanto a los encinos el principal uso que tienen es la producción de carbón (González-Espinosa et al. 1995). *Quercus laurina* es un elemento dominante del dosel en sitios más húmedos; *Q. crassifolia* muestra afinidad por sitios mésicos y exhibe una notable capacidad para tolerar la sombra como plántula; *Q. crispipilis* se regenera preferentemente en habitats xéricos con niveles de perturbación por pisoteo y ramoneo moderados (Quintana-Ascencio et al. 1992; Galindo-Jaimes, 2002). Es bastante común encontrar plántulas de encinos creciendo bajo el dosel de bosques dominados por pinos (Galindo-Jaimes, 2002). Es de interés en esta investigación evaluar diferencias interespecíficas en la morfología de las plántulas en respuesta al gradiente de luz y diferencias intraespecíficas en relación al efecto combinado de la luz y la humedad, e identificar la existencia de conflictos entre la supervivencia en sombra y el crecimiento en luz; el crecimiento en sombra y el crecimiento en luz; y en la tolerancia a la sombra y a la sequía de las especies *Pinus. ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *P. tecunumanii*, *Quercus candicans*, *Q. crassifolia* y *Q. crispipilis*.

Métodos

Especies

Se colectaron y germinaron bellotas de las tres especies de encinos durante los meses de octubre a diciembre de 2003, cuando las plántulas tuvieron dos hojas verdaderas se trasplantaron a bolsas plásticas negras de 1500 cm³ llenadas con suelo de la región. Las plántulas de pinos se obtuvieron en el vivero forestal de Rancho Nuevo, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, propiedad de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y se trasplantaron en el mismo tipo de bolsas que las especies de encinos.

Tratamientos

Cada plántula recibió uno de seis tratamientos formados con tres niveles de luz (8, 15 y 25%) y dos niveles de humedad en el suelo (capacidad de campo y

punto de marchitamiento permanente) La cantidad de luz se estableció con mallas negras soportadas en marcos metálicos individuales para cada plántula (Anexo 3). Los niveles de humedad se precisaron registrando la tensión hídrica del suelo con un tensiómetro después de riegos controlados. La capacidad de campo (húmedo) en el suelo de las macetas se alcanza con 200 mm de agua a 13 cbar registrados en el tensiómetro; después de 16 días el nivel de humedad desciende al punto de marchitamiento (seco) aproximadamente a 40 cbar.

Durante el experimento se midió cada semana el potencial mátrico del suelo de las macetas con el tensiómetro, y las plántulas mantenidas en el nivel húmedo se regaron con 150-200 mm de agua, las plántulas que debían permanecer con el suelo seco, se regaron cada 16 días con una cantidad suficiente para humedecer ligeramente el suelo con la intención de que se mantuviera el nivel de humedad en 40 cbar. Con un dispositivo TDR, se estableció que el nivel "seco" corresponde a 13% de humedad y "húmedo" a 25%. Los tratamientos se formaron mediante la combinación ortogonal de los niveles de luz y humedad. A cada tratamiento se asignaron 10 plántulas de cada especie. El experimento inició el 1 de marzo de 2004, con 360 plántulas de las seis especies distribuidas aleatoriamente en 27 filas y 14 columnas sobre una superficie de 600 m² en un jardín experimental de El Colegio de la Frontera Sur, en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. (Anexo 4).

Variables ambientales

La temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica se registró con sensores Data Logger (HOBO RH/Temp/Light/External, 4 channels) colocados en el interior de las estructuras, además se midió la temperatura máxima y mínima diaria con termómetros de mercurio. La Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR por sus siglas en inglés) se midió con un Ceptómetro Decagon Delta-T en cada tipo de malla. Cuando se presentaron eventos de lluvia, se midió la precipitación con pluviómetros comerciales y otros fabricados con tubos de PVC para ajustar la frecuencia e intensidad de riego en las plántulas con humedad; las plántulas en Sequía se protegieron de la lluvia con una capa de polietileno transparente sobre el techo de cada estructura, esta protección no modificó la cantidad de luz incidente sobre las plántulas.

Supervivencia y variables de crecimiento

Quincenalmente se hizo un censo de supervivencia, y se midió la altura, diámetro de la base del tallo y cobertura de la copa para cada plántula; en los encinos además se anotó el número de hojas y se midió el largo y ancho de sus tres hojas más grandes. Cuando se identificaron plántulas muertas, estas se cosecharon y secaron en estufa a 60° C por tres días, y se pesó la biomasa de hojas, tallo y raíz con una balanza granataria, el área foliar se estimó con el

programa WinFolia Basic 2003 (Regent Instruments Inc 1996-2007) a partir de imágenes digitalizadas de las hojas. El criterio utilizado para considerar una planta muerta fue la pérdida de flexibilidad y turgencia del tallo, no hubo ningún caso de rebrote en los encinos muertos.

Antes de iniciar el experimento se sacrificaron 10 plántulas adicionales de cada especie, se obtuvo su peso seco y se estimó el área foliar de la misma manera cómo se describió previamente; estos datos fueron usados como biomasa inicial y área foliar inicial de los tratamientos. Tres meses después de iniciado el experimento se cosecharon aleatoriamente cuatro plantas de cada especie en cada tratamiento para obtener el valor de biomasa y estimar área foliar. Después de cinco meses del inicio del experimento se cosecharon las plántulas restantes y se obtuvo su biomasa y área foliar.

Con las variables de crecimiento se calcularon tasas relativas (TRC) con la fórmula

$$TRC(x) = \frac{Ln\left(\frac{x \text{ final}}{x \text{ inicial}}\right)}{\text{tiempo de evaluación de } x}$$

donde: x = variable de crecimiento.

Análisis

Se evaluó el crecimiento relativo de las plántulas mediante análisis de varianza (ANOVA) tomando como factores de variación la luz, la humedad en el suelo y la especie a partir de dos modelos estadísticos: el primero incluyó el crecimiento como variable de respuesta y los factores luz, agua y su interacción para cada especie por separado; en el segundo modelo se analizó el crecimiento en función de luz y especie para cada nivel de humedad en el suelo. El nivel máximo de error permitido al determinar efectos significativos de los factores fue 5% ($P \leq 0.05$). Cuando los factores luz o especie tuvieron efecto significativo en el crecimiento se analizaron mediante la prueba de las diferencias honestamente significativas de Tukey también con $P \leq 0.05$ para hacer comparaciones entre cada nivel del factor. Tanto los análisis de varianza como las pruebas de Tukey así como las gráficas asociadas se realizaron con el Ambiente Estadístico R 2.4.0 (R Development Core Team 2006).

Se estimaron funciones de supervivencia de cada especie en cada tratamiento a partir del análisis de tablas de vida después de 5 meses. Las funciones se compararon entre especies y entre niveles de luz mediante Ji-cuadrada. Estos análisis se hicieron con el programa SPSS 15.0 (SPSS Inc. 2007).

Para explorar la existencia de conflictos se probó la correlación entre supervivencia en poca luz y variables de crecimiento en alta luz; entre variables de crecimiento en poca luz y alta luz; y entre la supervivencia en poca luz contra la supervivencia en poca humedad en el suelo. Las pruebas de correlación, así como las gráficas correspondientes se hicieron en el Ambiente Estadístico R 2.4.0 (R Development Core Team 2006) El estadístico no paramétrico calculado fue la Rho (R) de Spearman.

Resultados

Ambiente experimental

La temperatura promedio registrada con los data loggers al interior de las mallas, varió entre 15 y 20° C durante el experimento. En abril se presentaron los valores extremos de temperatura oscilando entre 1.1 y 46.4° C. La radiación registrada en las estructuras de madera con el ceptómetro en relación a la radiación a cielo abierto fue constante durante el experimento. Se presentaron eventos frecuentes de lluvia a partir del 10 de Marzo, el mayor evento ocurrió el 15 de Junio cuando llovió en cada maceta 682 mm.

Supervivencia

Hubo un importante efecto de la luz y la humedad sobre la supervivencia a nivel inter e intra específico. Entre las especies, el efecto de la luz combinado con sequía en el suelo (25% de luz y 13 % de humedad) disminuyó la supervivencia en todas las especies (Figura 1); *Q. crassifolia* tuvo la mayor supervivencia y *P. pseudostrobus* la menor (60 y 30 % respectivamente). Sin embargo la sombra (13% de luz) combinada con sequía causó la más baja supervivencia para algunas especies como *P. tecunumanii*, *Q. candicans* y *Q. crispipilis* (10, 30 y 30 % respectivamente), aunque en este mismo tratamiento *Q. crassifolia* y *P. ayacahuite* tuvieron supervivencia de 100 %. Con sombra y humedad en el suelo (25 % de humedad) la supervivencia fue baja en las tres especies de pinos (20 % en *P. tecunumanii* y *P. ayacahuite*; 50% en *P. pseudostrobus*) y en el encino *Q. crassifolia* (50 %); pero en *Q. crispipilis* y *Q. candicans* hubo supervivencia del 100 % de las plántulas. Con luz y humedad la supervivencia para todas las especies fue de 100 %, con la excepción de *P. ayacahuite* el cual tuvo una supervivencia de 50 %. Así, la especie que mostró menor tolerancia a la sombra fue *P. tecunumanii*; los encinos *Q. crispipilis* y *Q. candicans* tuvieron la mayor tolerancia sobre todo con humedad del suelo, con sequía *P. ayacahuite* y *Q. crassifolia* fueron los más tolerantes. *P. pseudostrobus* exhibió tolerancia intermedia a la sombra independientemente del contenido de humedad (50 % en húmedo y seco).

En relación a tolerancia a la sequía, *Q. crassifolia* fue la especie más resistente en luz y sombra; las especies menos tolerantes fueron *P.*

tecunumanii en sombra y *P. pseudostrobus* en luz. No se encontró una correlación importante entre la supervivencia de las especies en la tolerancia a la sombra (sombra + humedad) y la tolerancia a la sequía (luz + sequía) ($R = -0.43$, Figura 9).

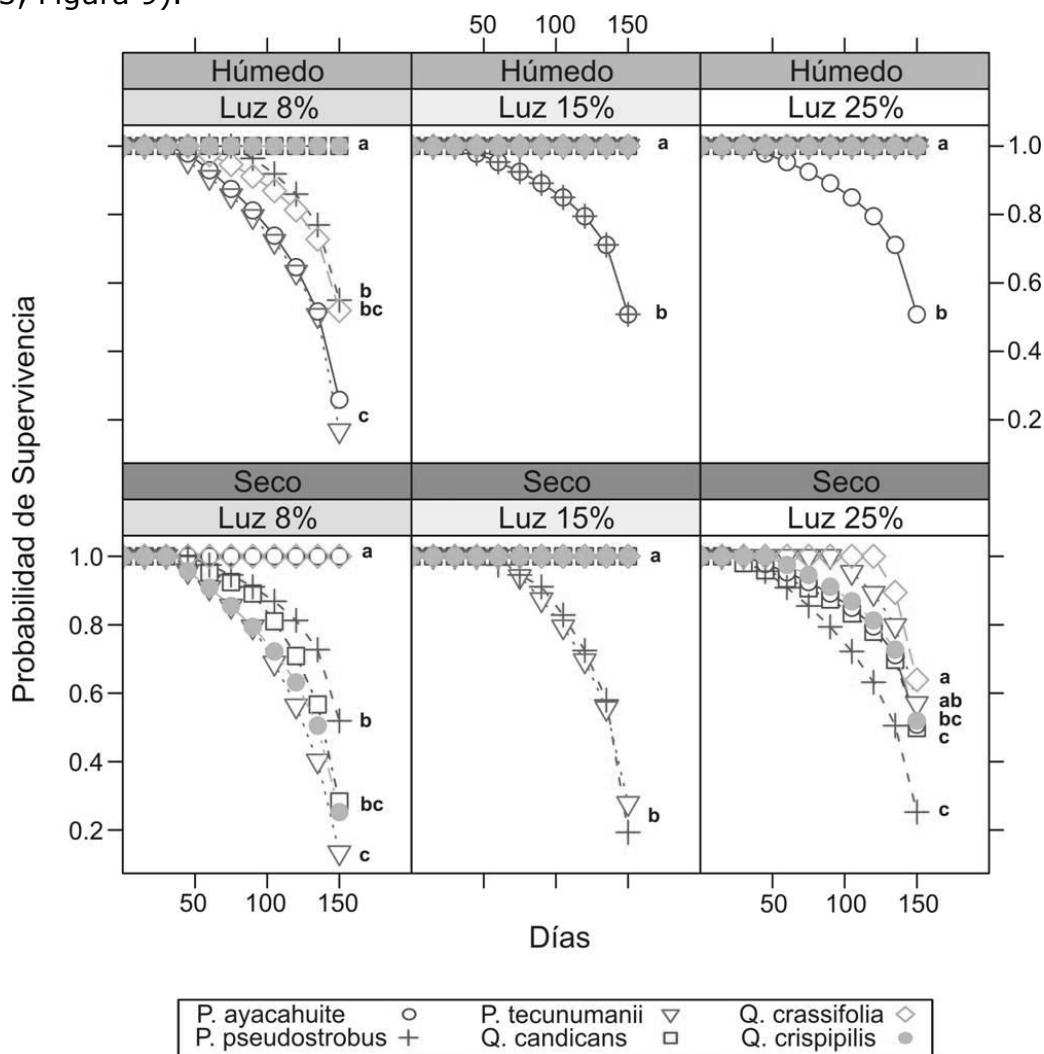


Figura 1. Probabilidad de Supervivencia por especie y luz en cada nivel de humedad en el suelo. Seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad. Las letras del código indican similitud o diferencia estadística entre especies. Comparaciones por pares mediante χ^2 $p \leq 0.05$.

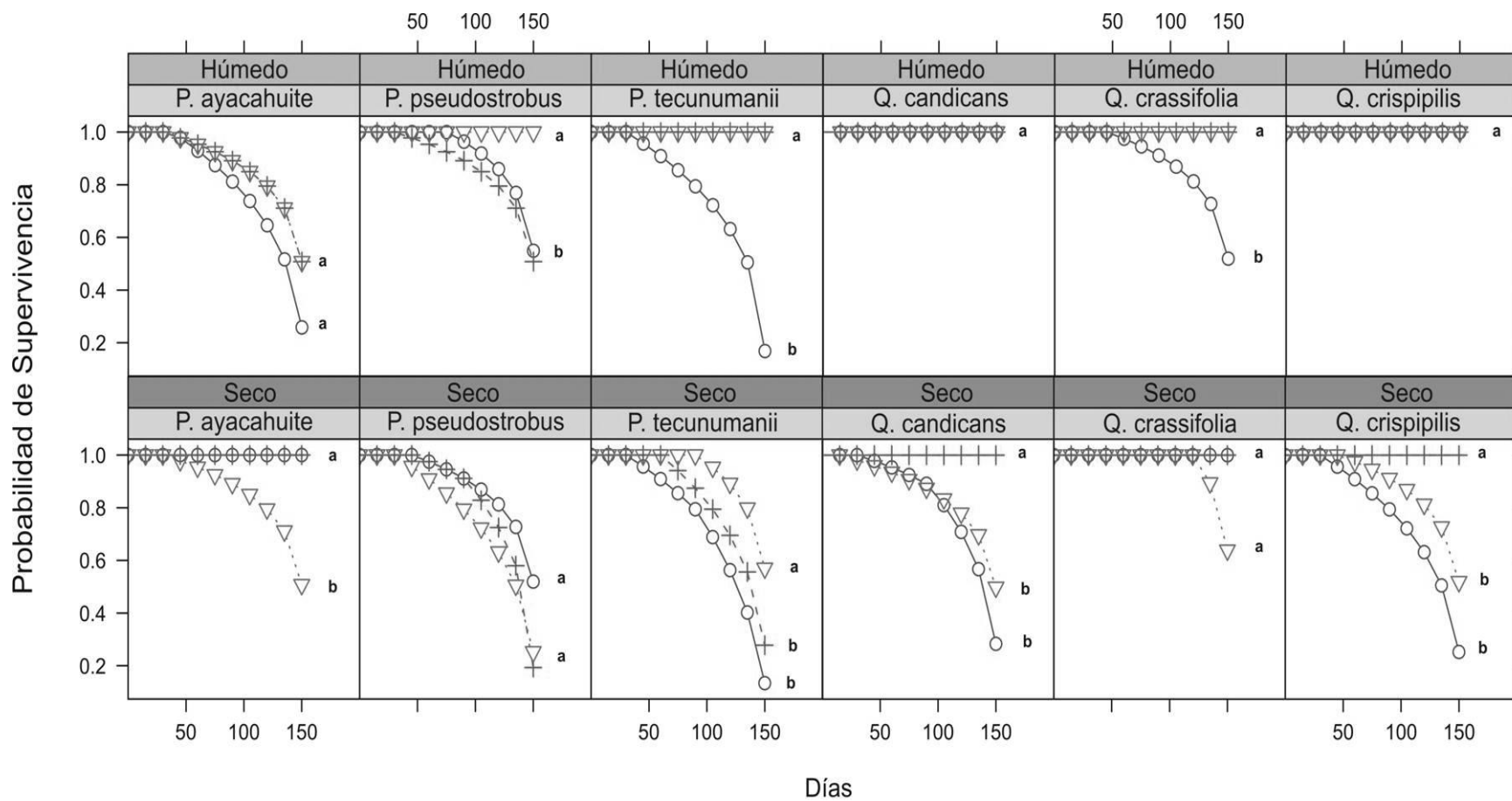


Figura 2. Probabilidad de supervivencia por luz y nivel de humedad en el suelo para cada especie. Seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad. Las letras del código indican similitud o diferencia estadística entre niveles de luz. Comparaciones por pares mediante χ^2 $p \leq 0.05$

A nivel intraespecífico, la supervivencia estuvo afectada por la disponibilidad de luz y humedad en el suelo; las tres especies de pinos sobrevivieron menos en sombra que en luz, pero en *P. tecunumanii* este patrón fue más evidente (supervivencia de 20 y 100 % en sombra y luz respectivamente con humedad en el suelo), en *P. ayacahuite* la supervivencia en sombra y luz no fue estadísticamente diferente (30 y 50 % respectivamente; Figura 2). Con sequía en el suelo, *P. ayacahuite* sobrevivió menos en luz que en sombra (50 y 100 % respectivamente) lo cual indica una baja resistencia a la sequía de esta especie; este mismo patrón también se observó en *P. pseudostrobus* aunque el efecto de la sequía sobre la supervivencia en luz fue menos notable (30 y 50 % respectivamente); por el contrario para *P. tecunumanii* el efecto de la sombra es más severo que la sequía ya que la supervivencia en sombra fue estadísticamente menor que con luz (10 y 60 % respectivamente). Para las especies de encinos, prácticamente no hubo diferencias entre la supervivencia en sombra y luz con humedad en el suelo ya que siempre fue del 100 % solo con la excepción de *Q. crassifolia* en donde la supervivencia en sombra fue estadísticamente menor que en luz (50 y 100 % respectivamente). Con sequía en el suelo, los encinos *Q. candicans* y *Q. crispipilis* tuvieron una menor supervivencia en sombra que en luz (20 y 50% respectivamente) pero no fue significativa; en *Q. crassifolia* la menor supervivencia se encontró en luz que en sombra (60 y 100% respectivamente; Figura 2).

Crecimiento Relativo

Al inicio de los tratamientos se efectuaron análisis de varianza para comprobar que no había diferencias entre las especies y entre los tratamientos para todas las variables de crecimiento. Después de terminado el experimento, se encontró que el efecto de la luz y del contenido de humedad en el suelo sobre la tasa de crecimiento en altura solo fue significativo en *P. tecunumanii*; en las demás especies no se encontró efecto de la luz o de la humedad (Tabla 1). A nivel interespecífico, hubo diferencias importantes entre las especies, los pinos ganaron altura más rápido que los encinos en cualquier nivel de luz o humedad, *P. tecunumanii* fue la especie con mayor tasa de crecimiento ya que en luz su velocidad fue hasta dos veces mayor que *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* y hasta tres veces mayor que los encinos, en sombra este patrón fue menos notable (Anexo 1, Figura 3); *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* mostraron tasas de crecimiento similares; *Q. candicans* fue el encino que más se aproximó a los pinos principalmente en luz y humedad ya que su tasa fue escasamente menor que *P. ayacahuite* (0.10 y 0.13 cm·cm⁻¹·mes⁻¹ respectivamente); las especies con menor tasa de crecimiento fueron *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* en cualquier condición de luz y humedad. Esta notable diferencia entre la velocidad de crecimiento en altura de los pinos y los

encinos indica una posible mejor respuesta a la apertura de claros por parte de los pinos y una menor tolerancia a la sombra en relación a los encinos.

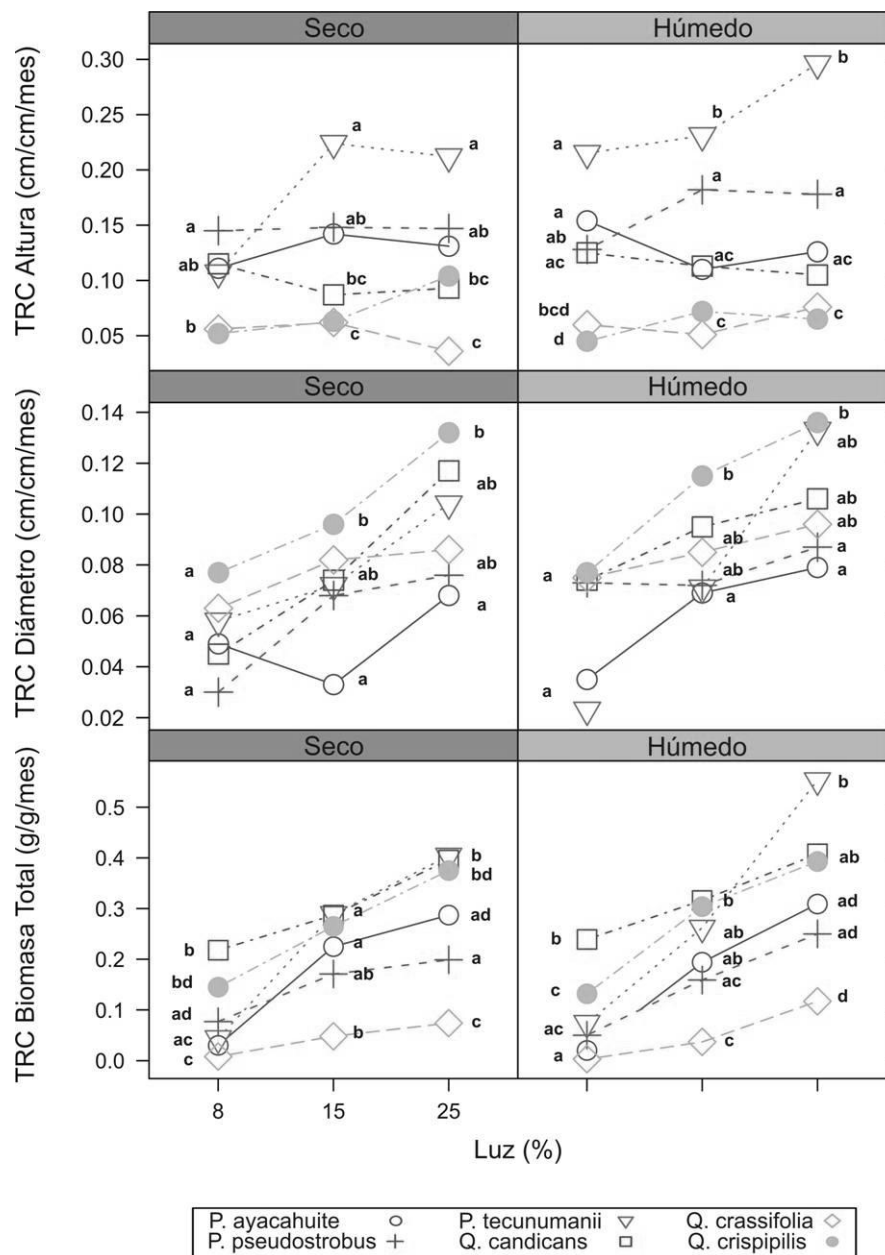


Figura 3. Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en altura ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$), diámetro ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) y biomasa total ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) por especie y luz en cada nivel de humedad en el suelo. Seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad. Las letras del código indican similitud o diferencia estadística entre especies. Comparaciones múltiples mediante la prueba HSD de Tukey, $p \leq 0.05$.

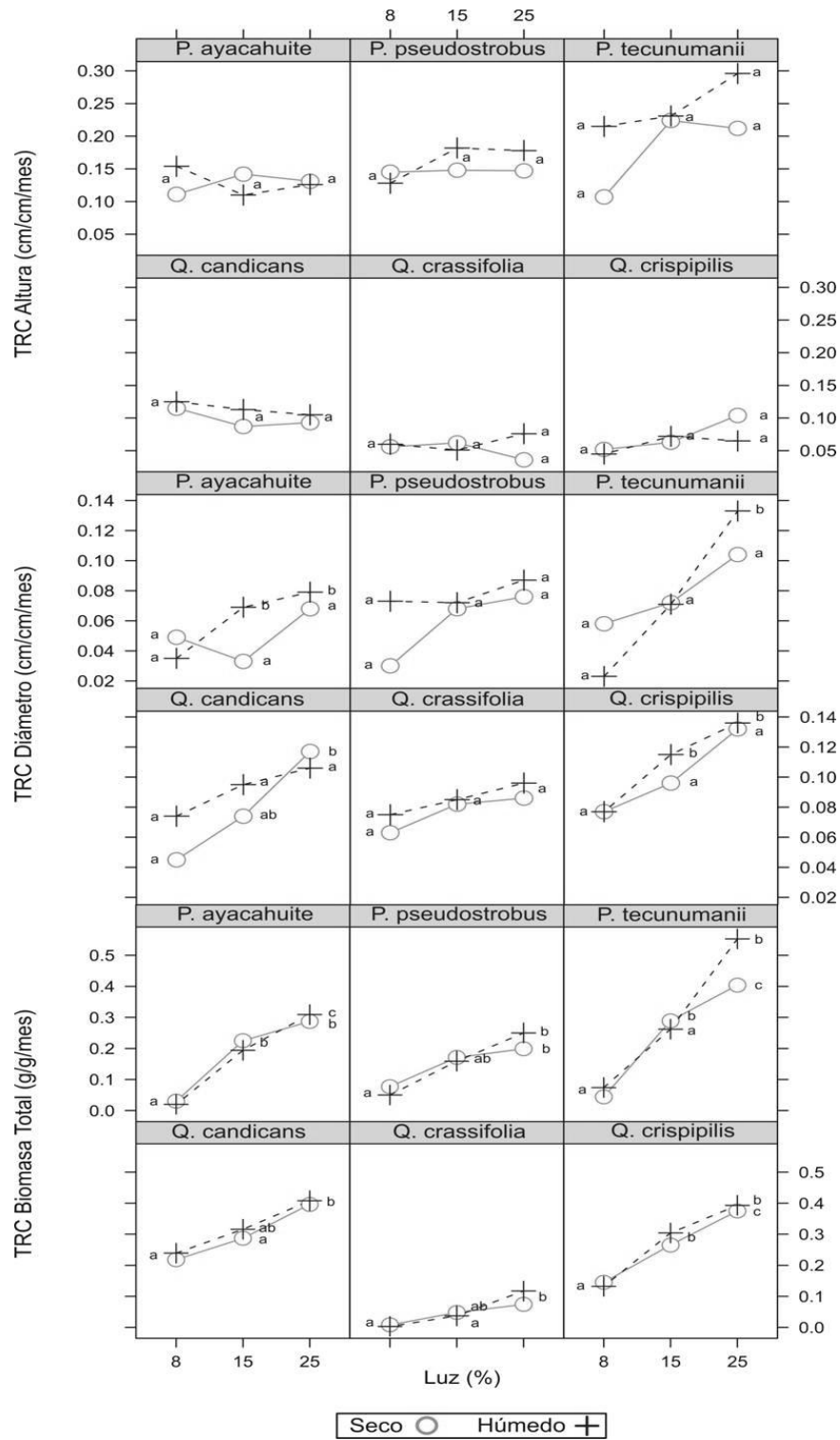


Figura 4. Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en altura ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$), diámetro ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) y biomasa total ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$) por luz y nivel de humedad en el suelo para cada especie. Seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad. Las letras del código indican similitud o diferencia estadística entre niveles de luz. Comparaciones múltiples mediante la prueba HSD de Tukey, $p \leq 0.05$.

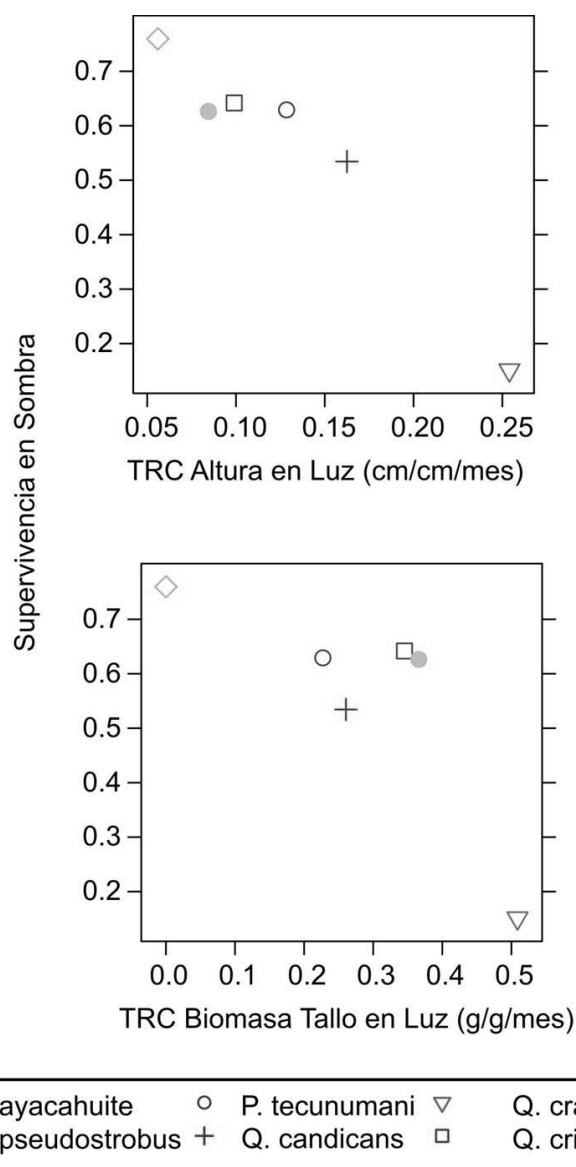


Figura 5. Correlación entre la probabilidad de supervivencia en sombra (8% de luz) vs Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en altura ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$, gráfica superior, $R = -0.83$) y biomasa de tallo ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$, gráfica inferior, $R = -0.71$) en luz (25% de luz) para todas las especies.

El efecto de la luz sobre el crecimiento en diámetro fue estadísticamente significativo para *P. ayacahuite*, *P. tecunumanii*, *Q. candicans* y *Q. crispipilis*, en los que la tasa de crecimiento aumentó con mayor luz (Figura 3); la humedad no tuvo efecto significativo en ninguna especie (Tabla 1). Hubo diferencias importantes en la tasa de crecimiento entre las especies; *Q. crispipilis* tuvo las mayores tasas de crecimiento en sombra y luz y con humedad y sequía que el resto de las especies, esta diferencia llegó a ser

hasta dos veces mayor que *P. ayacahuite* en luz (0.13 y 0.07 $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente) el cual tuvo la menor tasa en luz; entre *Q. crispipilis* y *P. tecunumanii* la diferencia disminuyó con el aumento de luz (0.08 y 0.02 $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ en sombra y 0.13 y 0.14 $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ en luz respectivamente); *Q. candicans*, *Q. crassifolia* y *P. pseudostrobus* tuvieron tasas intermedias en luz y sombra. *P. tecunumanii* se muestra como una especie altamente demandante de luz al incrementar su velocidad de crecimiento rápidamente en altura y diámetro en presencia de luz.

Todas las especies tuvieron una mayor tasa de crecimiento en biomasa total en luz que en sombra aunque la humedad no tuvo efecto (Tabla 1; Figura 4). Además entre las especies también hubo diferencias significativas, con sombra *Q. candicans* tuvo la mayor tasa de crecimiento, esta fue casi el doble que en *Q. crispipilis* quien fue el que más se aproximó (0.24 y 0.13 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente) sin embargo esta diferencia no fue estadísticamente significativa, este patrón se mantuvo en luz aunque la diferencia entre *Q. candicans* y *Q. crispipilis* fue menor (0.41 y 0.39 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente), en luz *P. tecunumanii* tuvo la mayor tasa de crecimiento (55 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) pero esta no fue significativamente diferente a *Q. candicans* y *Q. crispipilis* (Figura 3). El orden en el crecimiento de las demás especies fue el mismo en sombra y luz: $P. ayacahuite \geq P. pseudostrobus > Q. crassifolia$. La diferencia en la tasa de crecimiento entre *P. tecunumanii* y *Q. crassifolia* en luz fue mayor a cuatro veces (0.55 y 0.12 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente) (Tabla 1). Nuevamente *P. tecunumanii* fue la especie con mayor velocidad de crecimiento en luz ahora evaluado en la biomasa total.

Asignación de biomasa

En cuanto a la tasa de asignación de biomasa separada por cada órgano en las plántulas, la tasa de asignación o crecimiento de biomasa a hojas fue siempre mayor en luz que en sombra para todas las especies aunque en *Q. crassifolia* esta diferencia no fue significativa (Tabla 1). Los pinos aumentaron su tasa de asignación entre cinco y siete veces más en luz que en sombra, los encinos dos veces. En sombra, *Q. candicans* tuvo la mayor tasa de asignación (0.37 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) seguido por *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* los cuales tuvieron tasas de asignación dos y cuatro veces menos respectivamente que *Q. candicans* (0.18 y 0.08 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$), la tasa de asignación de los pinos fue hasta siete veces menor que *Q. candicans* (0.07, 0.05 y 0.05 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ para *P. tecunumanii*, *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* respectivamente); con luz, *P. tecunumanii*, tuvo la mayor tasa de asignación de todas las especies (0.53 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ contra 0.49, 0.39 y 0.35 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ de *Q. candicans*, *Q. crispipilis* y *P. ayacahuite* respectivamente, aunque esta diferencia no fue significativa; (Tabla 1), la tasa de asignación de *Q. candicans* fue dos y tres veces mayor que *P. pseudostrobus* y *Q. crassifolia* (0.24 y 0.20 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$).

Tabla 1. Resultados de ANOVA para las Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en altura, diámetro, biomasa de hojas, tallo, raíz y total; y proporción biomasa aérea: subterránea (tallo+hojas: raíz) para los factores luz y humedad en cada especie. Se muestran los valores de F y se resaltan en negrita los significativos ($P \leq 0.05$).

Especie	Factor	TRC altura (cm·cm ⁻¹ ·mes ⁻¹)	TRC diámetro (cm·cm ⁻¹ ·mes ⁻¹)	TRC biomasa total (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)	proporción biomasa aérea: subterránea	TRC hojas (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)	TRC tallo (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)	TRC raíz (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)
<i>P. ayacahuite</i>	Luz	0.01	3.71	59.09	6.81	45.71	24.25	49.58
	Humedad	0.00	1.73	0.17	1.05	1.05	0.47	0.34
	Luz x Humedad	4.26	2.58	0.55	0.84	1.04	0.27	0.14
<i>P. pseudostrobus</i>	Luz	0.83	2.13	9.73	2.26	7.20	11.54	8.74
	Humedad	0.38	2.57	0.03	1.49	0.10	0.00	0.19
	Luz x Humedad	0.52	0.82	0.55	2.84	1.15	0.78	0.04
<i>P. tecunumanii</i>	Luz	4.89	16.99	49.34	4.53	42.68	29.61	41.49
	Humedad	6.72	0.13	3.08	0.94	1.99	4.67	1.01
	Luz x Humedad	1.57	2.53	2.79	0.38	2.26	1.44	2.56
<i>Q. candicans</i>	Luz	0.95	8.24	24.18	11.15	8.21	7.29	44.47
	Humedad	1.32	1.54	1.11	1.16	0.00	1.19	3.22
	Luz x Humedad	0.11	1.58	0.07	0.13	0.27	0.01	0.00
<i>Q. crassifolia</i>	Luz	0.01	2.84	15.28	2.54	3.11	0.00	16.87
	Humedad	0.67	0.98	0.37	0.42	0.49	0.00	0.01
	Luz x Humedad	1.50	0.12	1.58	0.71	0.78	0.00	0.18
<i>Q. crispipilis</i>	Luz	2.16	11.48	25.58	3.47	7.65	27.15	28.59
	Humedad	0.75	0.79	0.37	1.05	0.09	2.99	0.96
	Luz x Humedad	1.15	0.40	0.28	0.37	0.32	0.25	0.05

La tasa de asignación de biomasa a tallo también tuvo un efecto importante de la luz, ya que todas las especies asignaron más biomasa conforme la disponibilidad de luz fue mayor con la excepción de *Q. crassifolia* el cual no mostró diferencias en su tasa de asignación en función de la luz (Tabla 1), las tres especies de pinos incrementaron entre tres y cinco veces su tasa de crecimiento de sombra a luz, los encinos tuvieron el mismo patrón aunque la diferencia entre sombra y luz fue menor pero estadísticamente significativa (Anexo 1), la tasa de crecimiento solo fue afectada por la humedad en *P. tecunumanii*, el cual asignó ligeramente más biomasa con humedad que con sequía. En sombra, los encinos *Q. candicans* y *Q. crispipilis* tuvieron una tasa de asignación mayor a las tres especies de pinos; *Q. candicans* fue la especie con la tasa más alta ($0.25 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) que fue hasta tres y cuatro veces mayor que *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* (0.08 y $0.06 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente); la tasa de asignación de *Q. crassifolia* en luz y sombra fue cero lo cual indica que no hubo un aumento en la velocidad de asignación de biomasa a tallo desde que comenzó el experimento. En luz *P. tecunumanii* incrementó su tasa de asignación respecto a sombra teniendo la tasa más alta de todas las especies ($0.59 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) seguida por *Q. crispipilis* y *Q. candicans* (0.38 y $0.36 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente), *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* tuvieron una tasa de asignación dos veces menor que *P. tecunumanii* (0.28 y $0.24 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente).

La tasa de asignación de biomasa a raíz fue estadísticamente mayor en luz que en sombra para todas las especies (Tabla 1); en sombra las especies de encinos tuvieron tasas más altas que los pinos, *Q. candicans* fue la especie con la tasa más alta ($0.12 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) seguida por *Q. crassifolia* y *Q. crispipilis* ($0.9 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ para ambos); en los pinos, la asignación de *P. pseudostrobus* ($0.04 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) fue dos veces menor que *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* y cuatro veces menor a *Q. candicans*; *P. ayacahuite* y *P. tecunumanii* tuvieron tasas de asignación nulas. En luz, *P. tecunumanii* fue la especie con la mayor tasa de asignación de biomasa a raíz ($0.53 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$) seguida por *Q. crispipilis*, *Q. candicans* y *P. ayacahuite* (0.39 , 0.37 y $0.30 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente), *Q. crassifolia* y *P. pseudostrobus* tuvieron la mitad de la tasa de asignación de *P. tecunumanii* (0.26 y $0.23 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$ respectivamente).

La relación o proporción de biomasa asignada a estructuras aéreas: subterráneas (tallo + hojas / raíz) indica patrones de asignación por las especies en función de los recursos disponibles; entre más grande sea la proporción las especies estarán asignando preferentemente a estructuras de crecimiento y superficies fotosintéticas, cuanto más se aproxime el valor a cero, las especies estarán asignando preferentemente a estructuras de almacenamiento y de absorción de agua. En este trabajo, la proporción biomasa aérea: subterránea estuvo afectada por la disponibilidad de luz para los pinos *P. ayacahuite* y *P. tecunumanii* y los encinos *Q. candicans* y *Q.*

crispipilis (Tabla 1), en estas especies la proporción fue mayor en sombra que en luz, aunque siempre el valor fue mayor a 1 con la excepción de *Q. crispipilis* en luz quién tuvo una proporción de 0.91; en sombra los pinos tuvieron mayor proporción que los encinos, *P. ayacahuite* tuvo la proporción más alta seguida por *P. tecunumanii* y *P. pseudostrobus* (6.62, 5.33 y 3.52 respectivamente), los encinos tuvieron proporciones significativamente menores (2.55, 1.31 y 1.17 para *Q. candicans*, *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* respectivamente) (Tabla 1); en luz los pinos también tuvieron mayores proporciones que los encinos aunque la diferencia entre estos se redujo, *P. pseudostrobus* fue la especie con mayor proporción seguido por *P. tecunumanii* y *P. ayacahuite* (3.61, 3.13 y 2.64 respectivamente), *Q. candicans* y *Q. crassifolia* tuvieron valores cercanos a uno (1.37 y 1.02 respectivamente) y *Q. crispipilis* incluso tuvo un valor de proporción inferior a 1 (0.91) (Anexo 1). Los análisis de varianza efectuados para todas las variables de crecimiento se pueden consultar en el Anexo 6.

Conflictos asociados a la disponibilidad de recursos.

Supervivencia en sombra contra crecimiento en luz. Se encontró una fuerte correlación negativa entre la supervivencia de las especies en sombra y el crecimiento en luz. Esta relación demuestra que las especies que tuvieron una mayor tasa de crecimiento en luz, tuvieron las probabilidades más bajas de supervivencia en sombra. Esta relación fue encontrada para las tasas de crecimiento en altura y biomasa asignada a tallo ($R = 0.83$ y 0.71 respectivamente; Figura 5) sin incluir el efecto del factor humedad el cual fue insignificante en casi todos los tratamientos (Tabla 1). *P. tecunumanii* fue la especie menos tolerante a la sombra y la que tuvo mayor tasa de crecimiento; *Q. crassifolia* fue la más tolerante a la sombra pero con las tasas de crecimiento menores en altura y biomasa asignada a tallo.

Cuando se incluyó el efecto de la humedad en las pruebas de correlación, se encontraron fuertes correlaciones negativas entre la supervivencia en sombra y las tasas de crecimiento en luz para diámetro, biomasa total, biomasa asignada a hojas, biomasa asignada a tallo y biomasa asignada a raíz, todas ellas con sequía en el suelo ($R = -0.72$, -0.84 , -0.72 , -0.99 y -0.81 respectivamente); en todos los casos *Q. crassifolia* nuevamente fue la especie más tolerante a la sombra y con las tasas menores de crecimiento relativo con la excepción del diámetro en el cual *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* tuvieron las tasas menores. En todos las relaciones *P. tecunumanii*, *Q. crispipilis* y *Q. candicans* fueron las especies menos tolerantes a la sombra con las mayores tasas de crecimiento en luz (Figura 6).

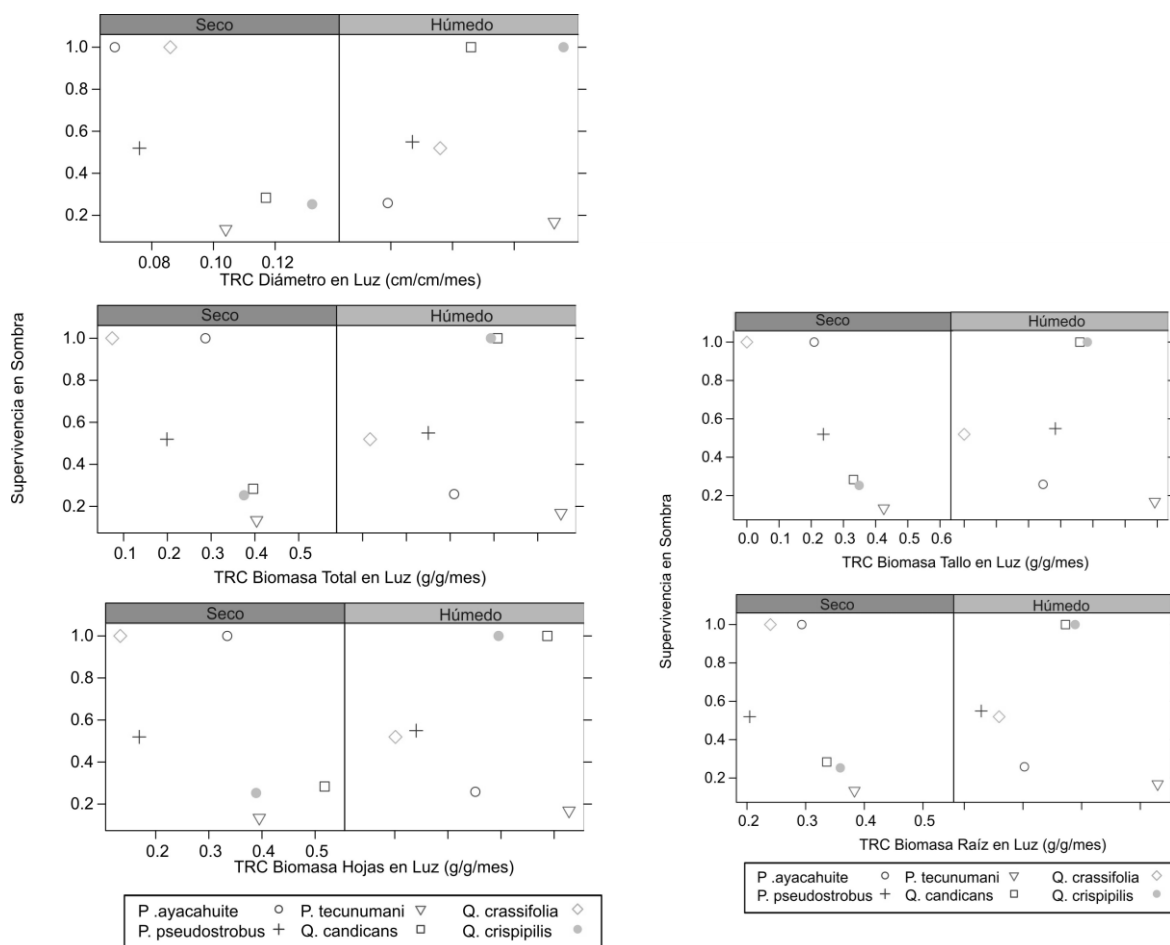


Figura 6. Correlación entre la probabilidad de supervivencia en sombra (8% de luz) y Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en diámetro ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica superior izquierda, húmedo: $R = 0.32$, seco: $R = -0.72$), biomasa total ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica en medio izquierda, húmedo: $R = -0.06$, seco: $R = -0.84$), biomasa de hojas ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica inferior izquierda, húmedo: $R = -0.06$, seco: $R = -0.72$), biomasa de tallo ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica superior derecha, húmedo: $R = -0.06$, seco: $R = -0.99$) y biomasa de raíz ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica inferior izquierda, húmedo: $R = -0.12$, seco: $R = -0.81$) en luz (25% de luz) separadas por humedad para todas las especies. seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad.

Crecimiento en sombra contra crecimiento en luz. El siguiente conflicto que se evaluó fue entre las variables de crecimiento en sombra contra sí mismas en luz; se encontraron fuertes correlaciones positivas para las tasas relativas en altura, biomasa asignada a tallo y además en la proporción biomasa aérea: subterránea ($R = 0.94$, 0.77 y 0.94 respectivamente) sin incluir el efecto de la humedad en el suelo. En altura *P. tecunumanii* tuvo la mayor tasa de crecimiento y los encinos *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* las menores; en biomasa asignada a tallo los encinos *Q. candicans* y *Q. crispipilis* junto con *P. tecunumanii* tuvieron las mayores tasas de crecimiento y nuevamente *Q.*

crassifolia fue la especie con menor tasa; en la proporción biomasa aérea: subterránea, las tres especies de pinos tuvieron los valores más altos y los encinos los más bajos (Figura 7). Los valores de R de Spearman así como su respectivo valor de probabilidad para todas las correlaciones se muestran en los cuadros 2.5 y 2.6, las figuras solo incluyen gráficas de las variables en las que el valor de correlación fue importante.

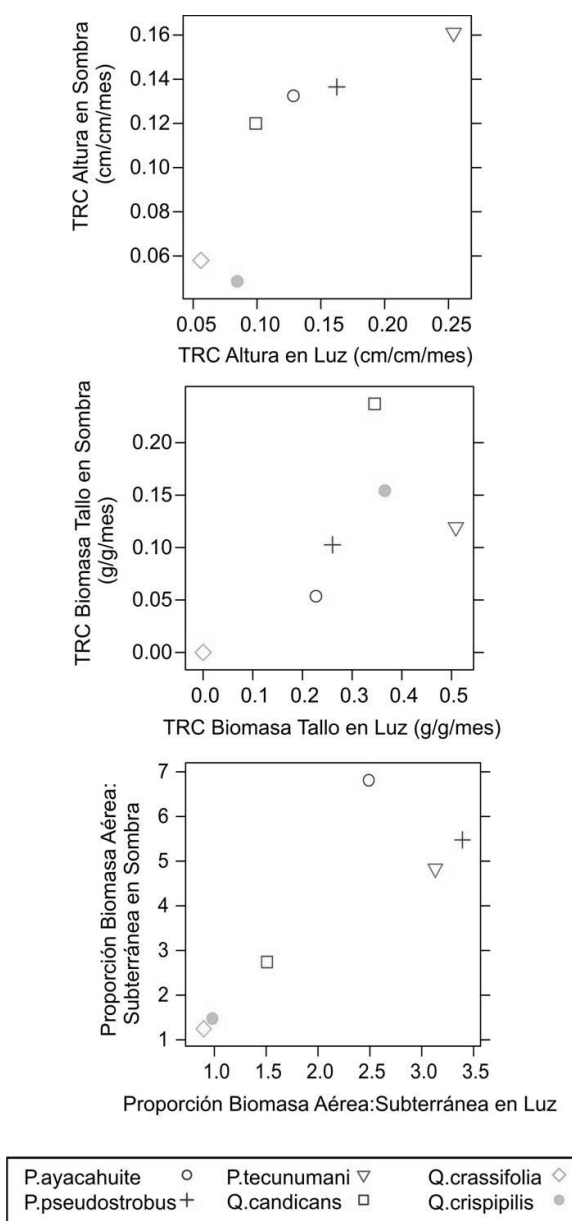


Figura 7. Correlación entre Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en sombra (8% de luz) y luz (25% de luz) en altura ($\text{cm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica superior, $R = 0.94$), biomasa de tallo ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mes}^{-1}$, gráfica intermedia, $R = 0.77$) y proporción biomasa aérea: subterránea (gráfica inferior, $R = 0.94$) para todas las especies.

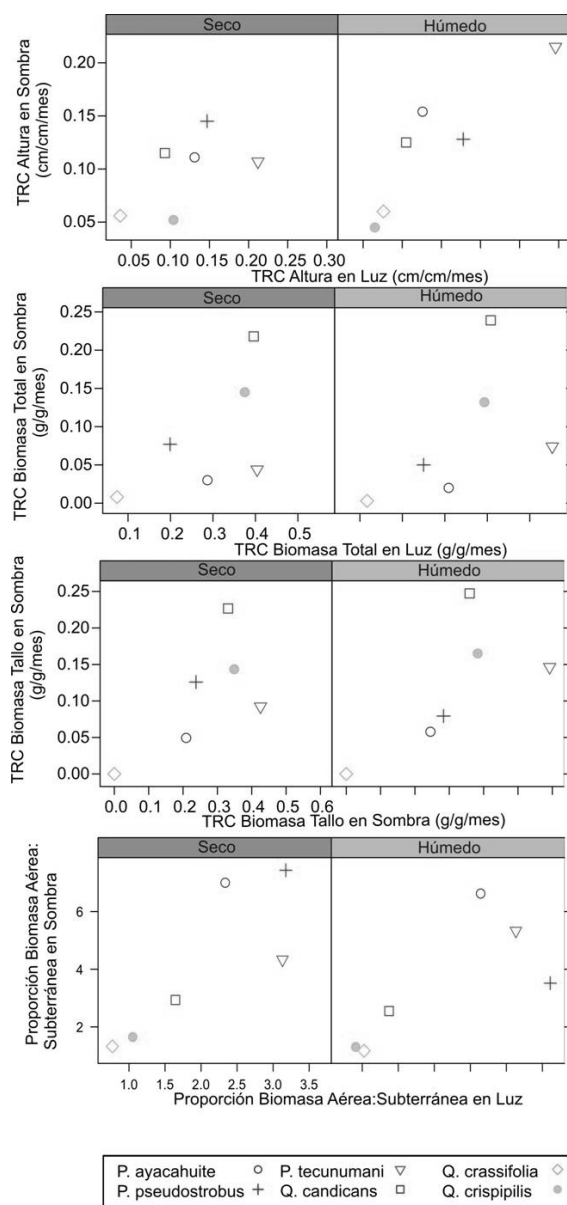


Figura 8. Correlación entre Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en sombra (8% de luz) y luz (25% de luz) en altura ($\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$, gráfica superior, húmedo: $R = 0.92$, seco: $R = 0.31$), biomasa total ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$, gráfica intermedia superior, húmedo: $R = 0.77$, seco: $R = 0.54$), biomasa de tallo ($\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{mes}^{-1}$, gráfica intermedia inferior, húmedo: $R = 0.77$, seco: $R = 0.60$) y proporción biomasa aérea: subterránea (gráfica inferior, húmedo: $R = 0.71$, seco: $R = 0.94$) separadas por humedad para todas las especies. seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad.

Cuando se incluyó el efecto de la humedad en el suelo, se encontraron correlaciones positivas importantes en las tasas de crecimiento en altura, biomasa total y biomasa asignada a tallo en humedad ($R = 0.77$ en los tres casos), además en la proporción biomasa aérea: subterránea hubo correlación

positiva con humedad y con sequía ($R = 0.71$ y 0.94 respectivamente); en altura *Q. crispipilis* y *Q. crassifolia* tuvieron las tasas más bajas y *P. tecunumanii* la más alta, en biomasa total y biomasa asignada a tallo *Q. crassifolia* nuevamente tiene el menor crecimiento y *P. tecunumanii*, *Q. candicans* y *Q. crispipilis* los mayores, en la proporción biomasa aérea: subterránea, los tres pinos tienen los valores más altos y los encinos los más bajos (Figura 8).

Tolerancia a la sombra contra tolerancia a la sequía. Considerando que un ambiente sombreado la humedad contenida en el suelo se conserva mejor debido a la menor evaporación, y que en un ambiente bien iluminado el efecto es el contrario, la tolerancia a la sombra se consideró como la supervivencia en sombra con humedad en el suelo, y la tolerancia a la sequía fue la supervivencia en luz con sequía. No hubo correlación importante para las especies del estudio ($R = 0.43$) aunque se puede observar en la Figura 9 que las especies de pinos por un lado y los encinos por otro, presentan un acomodo lineal que sugiere correlación negativa en cada género. De cualquier forma para los pinos *P. tecunumanii* fue la especie más tolerante a la sequía y *P. pseudostrobus* la más tolerante a la sombra; en los encinos *Q. crispipilis* y *Q. candicans* muestran alta tolerancia y moderada tolerancia a la sequía ya que esta fue ligeramente menor que *Q. crassifolia* que fue la especie de mayor tolerancia a la sequía.

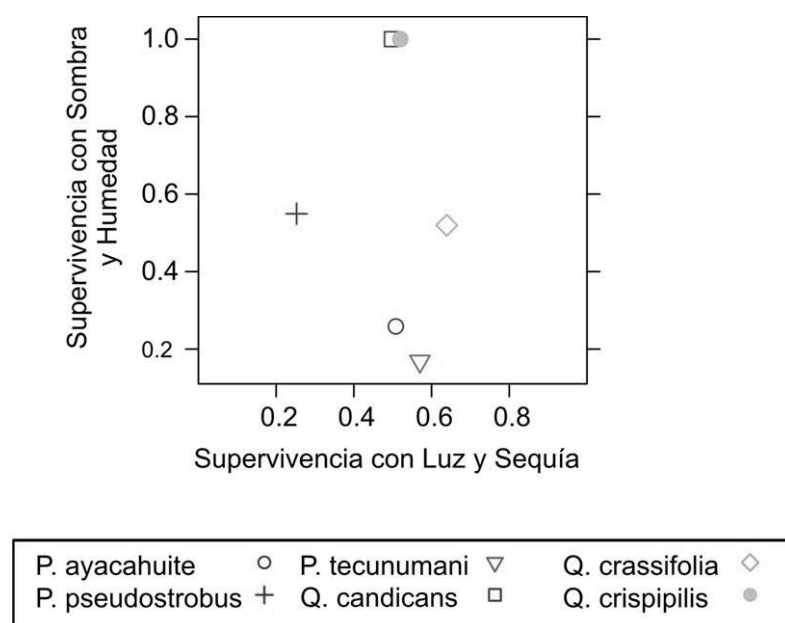


Figura 9. Correlación entre Probabilidad de Supervivencia en sombra y humedad (8% de luz y 25 % de humedad) y Probabilidad de Supervivencia en luz y Sequía (25% de luz y 13 % de humedad). $R = -0.43$.

Anexo 1. Promedio \pm error estándar de Tasas Relativas de Crecimiento (TRC) en altura, diámetro, biomasa de hojas, tallo, raíz y total; y proporción biomasa aérea: subterránea (hojas+tallo:raíz); por especie y luz en cada nivel de humedad en el suelo. seco = 13% de humedad, húmedo = 25% de humedad. La primera letra del código indica similitud o diferencia estadística entre niveles de luz; las letras en paréntesis diferencias o similitudes entre especies. Comparaciones múltiples mediante la prueba HSD de Tukey, $p \leq 0.05$.

Variables	Especie	Húmedo			Seco		
		Luz 8 %	Luz 15 %	Luz 25 %	Luz 8 %	Luz 15 %	Luz 25 %
TRCaltura (cm·cm ⁻¹ ·mes ⁻¹)	<i>P. ayacahuite</i>	0.15 \pm a(a)	0.11 \pm a(ac)	0.13 \pm a(ac)	0.11 \pm a(ab)	0.14 \pm a(ab)	0.13 \pm a(ab)
		0.02	0.01	0.02	0.01	0.00	0.01
	<i>P. pseudostrobus</i>	0.13 \pm a(ab)	0.18 \pm a(ab)	0.18 \pm a(a)	0.14 \pm a(a)	0.15 \pm a(ab)	0.15 \pm a(ab)
		0.03	0.04	0.02	0.01	0.04	0.02
	<i>P. tecunumanii</i>	0.21 \pm a(a)	0.23 \pm a(b)	0.30 \pm a(b)	0.11 \pm a(ab)	0.22 \pm a(a)	0.21 \pm a(a)
		0.03	0.02	0.03	0.02	0.03	0.03
	<i>Q. candicans</i>	0.12 \pm a(ac)	0.11 \pm a(ac)	0.10 \pm a(ac)	0.11 \pm a(ab)	0.09 \pm a(bc)	0.09 \pm a(bc)
		0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.01
	<i>Q. crassifolia</i>	0.06 \pm a(bcd)	0.05 \pm a(c)	0.08 \pm a(c)	0.06 \pm a(b)	0.06 \pm a(c)	0.04 \pm a(c)
		0.02	0.01	0.02	0.01	0.02	0.01
TRCdiámetro (cm·cm ⁻¹ ·mes ⁻¹)	<i>P. ayacahuite</i>	0.04 \pm a(d)	0.07 \pm a(c)	0.06 \pm a(c)	0.05 \pm a(b)	0.06 \pm a(c)	0.10 \pm a(bc)
		0.01	0.02	0.01	0.02	0.01	0.02
	<i>P. pseudostrobus</i>	0.03 \pm a(a)	0.07 \pm b(a)	0.08 \pm b(a)	0.05 \pm a(a)	0.03 \pm a(a)	0.07 \pm a(a)
		0.01	0.01	0.08	0.01	0.01	0.09
	<i>P. tecunumanii</i>	0.07 \pm a(a)	0.07 \pm a(ab)	0.09 \pm a(a)	0.03 \pm a(a)	0.07 \pm a(ab)	0.08 \pm a(ab)
		0.02	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02
	<i>Q. candicans</i>	0.02 \pm a(a)	0.07 \pm a(a)	0.13 \pm b(ab)	0.06 \pm a(a)	0.07 \pm a(ab)	0.10 \pm a(ab)
		0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
	<i>Q. crassifolia</i>	0.07 \pm a(a)	0.09 \pm a(ab)	0.11 \pm a(ab)	0.04 \pm a(a)	0.07 \pm ab(ab)	0.12 b(ab)
		0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	± 0.01
TRC biomasa	<i>P. ayacahuite</i>	0.07 \pm a(a)	0.08 \pm a(ab)	0.10 \pm a(ab)	0.06 \pm a(a)	0.08 \pm a(ab)	0.09 \pm a(ab)
		0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.01
		0.08 \pm a(a)	0.11 \pm b(b)	0.14 \pm b(b)	0.08 \pm a(a)	0.10 \pm a(b)	0.13 \pm a(b)
		0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01

total (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)		0.01	0.02	0.03	0.01	0.04	0.02
	<i>P. pseudostrobus</i>	0.05 ± a(ac) 0.02	0.16 ± ab(ac) 0.05)	0.25 ± b(ad) 0.05)	0.08 ± a(ad) 0.01	0.17 ± ab(ab) 0.01)	0.20 ± b(a) 0.03
	<i>P. tecunumanii</i>	0.07 ± a(ac) 0.03	0.26 ± a(ab) 0.03	0.55 ± b(b) 0.06	0.04 ± a(ac) 0.02)	0.29 ± b(a) 0.02	0.40 ± c(b) 0.03
	<i>Q. candicans</i>	0.24 ± a(b) 0.02	0.32 ± ab(b) 0.03	0.41 ± b(ab) 0.03	0.22 ± a(b) 0.03	0.29 ± a(a) 0.02	0.40 ± b(b) 0.01
	<i>Q. crassifolia</i>	0.00 ± a(a) 0.00	0.04 ± a(c) 0.02	0.12 ± b(d) 0.02	0.01 ± a(c) 0.01	0.05 ± ab(b) 0.01	0.07 ± b(c) 0.03
	<i>Q. crispipilis</i>	0.13 ± a(c) 0.03	0.30 ± b(b) 0.04	0.39 ± b(ab) 0.05	0.14 ± a(bd) 0.01	0.26 ± b(a) 0.02	0.37 ± c(bd) 0.02)
		0.05 ± a(a) 0.01	0.25 ± b(abc) 0.02	0.35 ± b(ab) 0.04	0.07 ± a(a) 0.02	0.32 ± b(ab) 0.04	0.33 ± b(ab) 0.01
		0.05 ± a(a) 0.02	0.15 ± ab(ad) 0.05	0.24 ± b(a) 0.05	0.09 ± a(a) 0.02	0.15 ± a(ac) 0.05	0.17 ± a(ad) 0.01
TRC biomasa hojas (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)		0.07 ± a(ac) 0.04	0.26 ± b(abc) 0.03	0.53 ± c(b) 0.05	0.05 ± a(a) 0.02	0.29 ± b(ab) 0.03	0.39 ± b(bc) 0.03
	<i>Q. candicans</i>	0.37 ± a(b) 0.02	0.41 ± a(bc) 0.04	0.49 ± a(b) 0.05	0.36 ± a(b) 0.02	0.39 ± a(b) 0.03	0.52 ± b(c) 0.03
	<i>Q. crassifolia</i>	0.08 ± a(a) 0.02	0.11 ± a(a) 0.03	0.20 ± a(a) 0.05	0.09 ± a(a) 0.02	0.11 ± a(c) 0.03	0.13 ± a(d) 0.04
	<i>Q. crispipilis</i>	0.18 ± a(c) 0.03	0.30 ± ab(cd) 0.05	0.39 ± b(ab) 0.05	0.24 ± a(c) 0.02	0.29 ± a(ab) 0.03	0.39 ± a(bc) 0.07
		0.06 ± a(ac) 0.02	0.16 ± b(a) 0.02	0.24 ± c(a) 0.02	0.05 ± a(ad) 0.01	0.16 ± b(a) 0.04	0.21 ± b(a) 0.02
		0.08 ± a(ac) 0.03	0.25 ± b(ab) 0.05	0.28 ± b(a) 0.04	0.13 ± a(b) 0.01	0.24 ± b(ab) 0.01	0.24 ± b(ac) 0.03
TRC biomasa tallo (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)		0.15 ± a(abc) 0.07	0.32 ± a(b) 0.02	0.59 ± b(b) 0.07	0.09 ± a(ab) 0.05	0.30 ± b(b) 0.03	0.42 ± b(b) 0.03
	<i>Q. candicans</i>	0.25 ± a(b) 0.02	0.30 ± ab(b) 0.03	0.36 ± b(a) 0.04	0.23 ± a(c) 0.03	0.27 ± ab(b) 0.02	0.33 ± b(bc) 0.03
	<i>Q. crassifolia</i>	0.00 ± a(a)	0.00 ± a(c)	0.00 ± a(c)	0.00 ± a(d)	0.00 ± a(c)	0.00 ± a(d)

		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		0.16 ± a(bc)	0.32 ± b(b)	0.38 ± b(a)	0.14 ± a(bc)	0.26 ± b(ab)	0.35 ± c(bc)
<i>Q. crispipilis</i>		0.03	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02
TRC biomasa raíz (g·g ⁻¹ ·mes ⁻¹)		0.00 ± a(a)	0.13 ± a(a)	0.30 ± b(a)	0.00 ± a(a)	0.10 ± b(a)	0.29 ± c(ab)
	<i>P. ayacahuite</i>	0.00	0.03	0.05	0.00	0.03	0.03
	<i>P. pseudostrobus</i>	0.04 ± a(a)	0.11 ± ab(a)	0.23 ± b(a)	0.01 ± a(ab)	0.11 ± ab(ab)	0.20 ± b(a)
		0.02	0.05	0.06	0.01	0.05	0.07
	<i>P. tecunumanii</i>	0.00 ± a(a)	0.18 ± a(ab)	0.53 ± b(b)	0.00 ± a(ab)	0.24 ± b(ab)	0.38 ± b(b)
		0.00	0.03)	0.06	0.00	0.05	0.06
	<i>Q. candicans</i>	0.12 ± a(a)	0.26 ± b(ab)	0.37 ± c(ab)	0.08 ± a(ab)	0.22 ± b(ab)	0.34 ± c(ab)
		0.03	0.02	0.01	0.05	0.03	0.01
Proporción biomasa aérea: subterránea	<i>Q. crassifolia</i>	0.09 ± a(a)	0.18 ± b(ab)	0.26 ± c(a)	0.10 ± a(b)	0.18 ± ab(ab)	0.24 ± b(ab)
		0.03	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03
	<i>Q. crispipilis</i>	0.09 ± a(a)	0.29 ± b(b)	0.39 ± b(ab)	0.07 ± a(ab)	0.24 ± b(b)	0.36 ± c(ab)
		0.03	0.05	0.06	0.02	0.01	0.01
	<i>P. ayacahuite</i>	6.62 ± a(a)	3.86 ± (ab)	2.64 ±	7.00 ± a(ab)	6.43 ± ab(a)	2.33 ±
		1.95	0.61	0.54 a(ab)	1.18	1.45	0.19 b(ab)
	<i>P. pseudostrobus</i>	3.52 ± a(abc)	5.69 ± a(a)	3.61 ± a(a)	7.43 ± a(a)	4.67 ± a(ab)	3.18 ± a(a)
		0.26	1.67	0.45	1.44	1.67	0.82
Proporción biomasa aérea: subterránea	<i>P. tecunumanii</i>	5.33 ± a(ab)	4.39 ± b(a)	3.13 ± b(a)	4.33 ± a(abc)	3.80 ± a(ab)	3.13 ± a(a)
		0.88	0.34	0.41	0.67	0.78	0.53
	<i>Q. candicans</i>	2.55 ± a(bc)	1.55 ± b(b)	1.37 ±	2.93 ± a(bc)	1.66 ± b(b)	1.64 ±
		0.31	0.23	0.28 b(bc)	0.49	0.13	0.23 b(ab)
	<i>Q. crassifolia</i>	1.17 ± a(c)	0.98 ± a(b)	1.02 ±	1.32 ± a(c)	0.81 ± a(b)	0.77 ± a(b)
		0.09	0.13	0.22 a(bc)	0.29	0.08	0.13
	<i>Q. crispipilis</i>	1.31 ± a(c)	1.04 ± a(b)	0.91 ± a(c)	1.65 ± a(c)	1.06 ± a(b)	1.05 ± a(b)
		0.08	0.21	0.17	0.19	0.18	0.26

Discusión

Los resultados mostraron importantes diferencias interespecíficas en la supervivencia de las plántulas a través de los niveles de luz establecidos en el experimento, además el efecto de la humedad también influyó como fuente de variación en la supervivencia de las especies. Cuando hubo sequía en el suelo, la luz causó mayor mortalidad de las especies que la sombra: *P. pseudostrobus* fue la especie que menos sobrevivió con sequía y luz, *Q. crassifolia* y *P. tecunumanii* fueron las especies que más sobrevivieron aunque su supervivencia disminuyó respecto a las plántulas con humedad en el suelo.

Cuando las especies se encontraron en sombra, hubo una disminución de la supervivencia con humedad en el suelo, principalmente para los pinos de los cuales *P. tecunumanii* exhibe la menor tolerancia. Los encinos resistieron más tanto la sombra como la sequía y a la combinación de ambos. Esta mayor tolerancia de los encinos a la sombra ha sido ampliamente descrita en trabajos anteriores sobre el papel sucesional de pinos y encinos en Los Altos de Chiapas y su dinámica de regeneración; por ejemplo Quintana-Ascencio et al. (1992) reportaron que las plántulas y juveniles de *Q. crispipilis* pueden regenerarse bajo un dosel denso, característico de hábitats sucesionales avanzados, aunque su supervivencia es menor en relación a áreas con dosel abierto; Camacho-Cruz et al. (2000) encontraron una mayor proporción de plántulas de encinos reclutadas al interior de bosques maduros dominados por encinos y otras latifoliadas en relación a bosques de pino o de pino-encino donde la mayor proporción de reclutamiento fue de plántulas de pinos; posteriormente Quintana-Ascencio et al. (2004) registraron una menor supervivencia de juveniles de *P. ayacahuite* y *P. pseudostrobus* de tres años de edad bajo el dosel de bosques mixtos de pino-encino y bosques maduros de encino en relación a áreas abiertas con escasa cobertura arbórea donde tuvieron su mayor supervivencia. No obstante los encinos tienen una notable capacidad para regenerarse también en áreas abiertas y bajo el dosel de pinares en donde las condiciones microambientales son más variables (Quintana-Ascencio et al. 1992; Ramírez-Marcial et al. 1996; Camacho-Cruz et al. 2000; López-Barrera y González-Espinosa 2001; Galindo-Jaimes et al. 2002; Quintana-Ascencio et al. 2004).

Cuando se exploró la relación entre la supervivencia de las especies en sombra y su crecimiento en luz, se encontraron correlaciones negativas entre la supervivencia y el crecimiento, específicamente en altura y biomasa de tallo; ambas variables están relacionadas con el crecimiento hacia la luz y los pinos fueron las especies más demandantes de luz y las que menos sobrevivieron a la sombra. Este mismo patrón se ha encontrado para plántulas tolerantes y no tolerantes a la sombra en ambientes tropicales y mediterráneos lo cual ha permitido marcar diferencias interespecíficas en la utilización del nicho, (Kitajima

1994; Veneklaas y Poorter 1998; Agyeman et al. 1999; Kobe 1999; Sack y Grubb 2002; Poorter y Arets 2003; Sánchez-Gómez et al. 2006). Como respuesta a la sombra los pinos aceleraron su crecimiento en altura para alcanzar pronto la luz, esto confirma que las especies de pinos son altamente demandantes de este recurso y que su mejor establecimiento se da en áreas abiertas (González-Espinosa et al. 1991, 1995, 1997). Cuando se incluyó el efecto de la humedad en el suelo, se encontraron más conflictos pero solo con sequía en el suelo, estos conflictos se dieron para la supervivencia en sombra y las tasas de crecimiento en diámetro y en la acumulación de biomasa total, así como en la asignación a hojas, tallo y raíz, aunque en estos casos los encinos *Q. crispipilis*, *Q. candicans* además del pino *P. tecunumanii* fueron los que tuvieron las tasas de crecimiento más altas. De esta manera los encinos también muestran dependencia de luz aunque su patrón de crecimiento y uso de los recursos es diferente de los pinos. La humedad en el suelo tuvo un efecto importante para el establecimiento de estos conflictos lo cual refleja su importancia en la regeneración y desempeño de estas especies, aunque en casi todos los análisis no se detectó un efecto significativo; una posible explicación es que existe alta variabilidad intrínseca de las especies que se exhibe en el fenotipo de las plántula y esto posiblemente enmascaró el efecto de la humedad el cual fue menos notable que la luz.

También se encontró una relación positiva entre el crecimiento de las especies en sombra y luz lo cual sugiere que las especies que crecen más rápido en luz, también lo hacen en sombra; al respecto Bazzaz (1979) estableció que las especies propias de etapas sucesionales tempranas deben exhibir un rápido aprovechamiento de los recursos en luz y sombra ya que el hábitat en el que se desarrollan presenta condiciones ambientales altamente variables en el que son más susceptibles y su supervivencia se ve comprometida. El orden de las especies en la relación de crecimiento varió en función de la variable considerada; cuando se evaluó la tasa de crecimiento relativo en altura se encontró una mayor respuesta de crecimiento para los pinos, pero en la tasa de asignación de biomasa a tallo *Q. crispipilis* y *Q. candicans* junto a *P. tecunumanii* fueron los más altos. Estas relaciones entre el crecimiento en luz y sombra también se han encontrado en otros trabajos los cuales concluyen que las especies intolerantes exhiben tasas de crecimiento en sombra y luz mayores a las especies tolerantes (Agyeman et al. 1999; Beckage y Clark 2003; McLeod y Burke 2004; Sánchez-Gómez et al. 2006; Myers y Kitajima 2007); en este trabajo se comprobó que ambos grupos, pinos y encinos, muestran un efecto positivo de la luz sobre su crecimiento, pero su respuesta es diferencial según la variable de crecimiento considerada, lo cual se puede considerar como evidencia de la diferenciación de su nicho.

Un diferencia bastante evidente entre pinos y encinos estuvo en la proporción de asignación de biomasa aérea: subterránea, en la que los pinos muestran un patrón de asignación a estructuras aéreas mayor que los encinos,

los cuales muestran una proporción de asignación aérea: subterránea más equilibrada. Este patrón de asignación ha sido relacionado con dos estrategias de uso de los recursos de las plántulas: la primera establece que en un ambiente limitado por luz, las especies tolerantes almacenan sus recursos en tejidos de reserva como la raíz donde se conservan y quedan menos expuestos al daño de herbívoros ya que la pérdida de biomasa representa altos costos dada la limitación de luz para su reposición; la estrategia alterna se refiere a que la asignación en la sombra se hará preferentemente para el desarrollo de hojas permanentes y tallos rígidos con alto contenido de lignina característicos de especies intolerantes, lo cual les permite ganar mayor altura e incrementar su área fotosintética (Kitajima 1994; Agyeman et al. 1999). Los resultados muestran que los encinos tienden a hacer un uso más conservador de los recursos ya que la asignación a raíz fue proporcional a la asignación aérea; mientras que los pinos muestran una tendencia a asignar recursos al desarrollo de áreas fotosintéticas y a la ganancia de altura. Los conflictos descritos entre el crecimiento en luz y sombra, también estuvieron influenciados por el régimen de humedad, ya que también se encontraron correlaciones importantes en la tasas de crecimiento relativo en altura y biomasa total, en la tasa de asignación de biomasa a tallo, y nuevamente en la proporción biomasa aérea: subterránea cuando hubo humedad en el suelo, mientras que en sequía no hubo correlación más que para la proporción de biomasa aérea: subterránea.

Poorter y Nagel (2002) argumentan que la relación biomasa aérea: subterránea como indicador de tolerancia a la sombra es un pobre predictor del desempeño de las especies, ya que no se refleja detalladamente el patrón de asignación a hojas y tallo por separado los cuales también son importantes indicadores del desempeño de las especies en función de los recursos, sin embargo estos órganos están estrechamente relacionados con la actividad fotosintética y la captación de más luz, por lo tanto las especies altamente demandantes de luz deben desarrollar mecanismos de asignación que les permitan mejorar su estructuras fotosintéticas ante su imposibilidad de tolerar la sombra. En este trabajo se comprobó que los pinos y los encinos son especies que crecen y sobreviven mejor en condiciones de luz y preferentemente con humedad en el suelo; aunque los encinos resisten la sombra mejor que los pinos. Esta tolerancia está dada por mecanismos fisiológicos y morfológicos y sus conflictos asociados que las plántulas experimentan como respuesta a su ambiente.

Por último no se encontró evidencia contundente de la existencia de un conflicto entre la tolerancia a la sombra y a la sequía como se menciona en Smith y Huston (1989); aunque en la figura 2.9 se puede observar que los pinos muestran un acomodo que indica que puede existir una relación negativa en la que *P. pseudostrobus* es la especie menos tolerante a la sequía y más tolerante a la sombra, y *P. tecunumanii* la especie más tolerante a la sequía siempre y

cuando haya luz y la que tiene menor tolerancia a la sombra; en los encinos *Q. crassifolia* sería la más tolerante a la sequía y *Q. crispipilis* junto con *Q. candicans* los más tolerantes a la sombra siempre y cuando haya humedad en el suelo.

6

Conclusión general

Las especies de *Quercus* (robles o encinos) y *Pinus* (pinos) son elementos dominantes en bosques mixtos de las montañas del sur de México y Guatemala que se encuentran por encima de los 1500 m. Coexisten en el dosel en una gran variedad de condiciones ambientales y pueden, muchas de sus especies, regenerarse bajo pinares y bajo el dosel de pinos, y en sitios abiertos. Dominan el arbolado hasta etapas maduras de la sucesión y por consiguiente determinan en alto grado las condiciones de, temperatura y humedad en el interior. Además, favorecen, en especial las especies de *Quercus*, el reclutamiento (regeneración) y desarrollo de numerosas especies arbóreas del interior.

A escala regional se presenta una segregación de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. que da cierta evidencia de la operación de mecanismos de diferenciación de nicho, como la preferencia de hábitat en el establecimiento de plántulas. Esta preferencia refleja, al final, la tendencia de la segregación de las especies arbóreas a lo largo de gradientes ambientales, como los mostrados en esta investigación, asociadas con temperatura y lluvia. Además, los patrones de agregación detectados sugieren que podrían estar operando factores microclimáticos o ambientales a escala de rodal e individual.

En este trabajo se encontró evidencia para explicar la coexistencia de los pinos y encinos durante su fase de plántula, mediante la diferenciación de su nicho de regeneración en el interior de bosques de montaña en Los Altos de Chiapas. Se documentó la existencia de un gradiente lumínico y de humedad en varias comunidades forestales con dominancia variable de pinos y encinos en el dosel. Las áreas dominadas por pinos, caracterizadas por disturbios frecuentes, son más iluminadas como resultado de un dosel más abierto, con estructura simple, además de la presencia de pequeños claros que permiten que la luz se distribuya sobre el suelo de una manera más homogénea. Las áreas con bosques mejor conservados, con dominancia de encinos, presentan una menor disponibilidad de luz sobre el suelo ya que el dosel es más denso y con mayor riqueza de especies de árboles y arbustos del interior en estratos verticales que contribuyen a la formación de un mosaico heterogéneo de sombra y pequeñas áreas de luz.

Se sugiere que los patrones de disponibilidad de luz modifican a su vez la disponibilidad de humedad, ya que en el pinar la humedad contenida en el suelo disminuyó de lluvias a secas hasta niveles menores al punto de marchitamiento permanente, mientras que la humedad bajo el dosel de los bosques de pino-

encino y encino fue mejor conservada. De esta manera, la regeneración de especies puede estar en función del desarrollo de estrategias de crecimiento y supervivencia sobre los gradientes observados.

Se detectaron diferencias importantes entre las especies de pinos y encinos en cuanto a supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa a diferentes órganos aéreos y subterráneos a lo largo de las condiciones de luz y agua estudiadas en un experimento realizado en condiciones de jardín común. La supervivencia fue variable entre las especies y dentro de las especies, más en relación a la luz que a la humedad en el suelo. Todas las especies mostraron las tasas de supervivencia más bajas en total exposición a la luz y en condiciones de menor humedad en el suelo, lo que sugiere un mayor impacto de la sequía a través del gradiente de luz

Se encontró evidencia de un conflicto (*trade-off*) entre la tolerancia a la sombra y la tolerancia a la sequía, lo que sugiere que especies tolerantes a la sombra son más vulnerables a la sequía que las especies demandantes de luz. Algunas especies presentaron menor respuesta a la sombra pero mayor respuesta a la sequía (*Q. rugosa*) y viceversa (*P. ayacahuite*). Sólo *P. pseudostrobus* presentó baja respuesta a la sequía y baja respuesta a la sombra. En general, se observa un traslapeo al interior de los grupos (*Quercus* y *Pinus*) más que entre los grupos, es decir, entre las especies de pinos y entre las especies de encinos.

Se encontró un conflicto entre la supervivencia en luz baja y el crecimiento en luz alta. Este conflicto sólo fue detectado con respecto a la tasa relativa de crecimiento en biomasa y no para la tasa relativa de crecimiento en altura y diámetro basal del tallo, lo que sugiere que las especies que crecen más en luz alta, como *Q. laurina*, presentan tasas de supervivencia más bajas; por el contrario, especies como *P. ayacahuite*, con supervivencia alta, presentan tasas de crecimiento en biomasa más bajas.

Las especies de estudiadas de *Quercus* mostraron una mayor proporción de biomasa subterránea/biomasa aérea, una mayor fracción de biomasa asignada a la raíz, una menor fracción de biomasa asignada a las hojas y una menor razón de área foliar. Las especies de *Pinus*, comparativamente más intolerantes a la sombra, mostraron respuestas opuestas. Las especies estudiadas en este trabajo se pueden acomodar en relación a la biomasa total obtenida, de menor a mayor, como sigue: *P. tecunumanii*, *P. ayacahuite*, *P. pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Q. crispipilis* y *Q. rugosa*. Para *Pinus* spp. la asignación de biomasa, en general y a lo largo de los tratamientos de luz, siempre fue mayor en hojas, seguido de las raíces y el tallo. En *Quercus* spp. la asignación fue mayor para raíces, seguido de hojas y tallo a lo largo de los tratamientos de luz.

Las especies incluidas en el experimento que consistió en describir el efecto combinado de la sombra y la sequía respondieron diferencialmente en su supervivencia a los gradientes estudiados de luz y humedad. *Quercus candicans* fue la especie que más sobrevivió en sombra y *P. tecunumanii* la de menor supervivencia. *Q. crassifolia* fue la especie más tolerante a la sequía mientras que *P. pseudostrobus* fue la menos resistente. También se encontraron patrones diferenciales en el crecimiento de las especies en luz o sombra. En luz, los pinos tuvieron un mayor crecimiento en altura que los encinos. La diferencia de crecimiento en luz o sombra fue mucho mayor en los pinos que en los encinos. La ganancia de altura y de biomasa en tallo en luz fue mayor en pinos, pero la acumulación total de biomasa fue mayor en los encinos y para *P. tecunumanii*. En todas las especies la sombra aumentó la asignación de biomasa hacia estructuras aéreas, pero esta respuesta fue más evidente en los pinos.

Se encontró una relación negativa entre el crecimiento de las especies en altura y biomasa de tallo en luz y la supervivencia en sombra, evidenciando la existencia de un conflicto en su desempeño; los pinos crecieron más rápido que los encinos pero sobrevivieron menos. También se encontró una relación positiva entre el crecimiento en sombra y el crecimiento en luz, lo cual evidencia que las especies compensaron la escasez de la luz asignando recursos para su crecimiento principalmente en altura y para la acumulación de biomasa en tallo y hojas. No se encontró evidencia de conflictos entre la tolerancia de las especies a la sombra respecto a la sequía.

Existen gradientes espaciales y temporales en la disponibilidad de luz y de humedad en el interior de los bosques que han favorecido el desarrollo de mecanismos diferentes en las especies coexistentes de *Pinus* y *Quercus* que implican conflictos entre el crecimiento y la supervivencia de sus plántulas. Los resultados obtenidos en este estudio permiten proponer que la coexistencia de plántulas de pinos y encinos nativos en Los Altos de Chiapas puede ser explicada mediante la diferenciación de su nicho de regeneración, y que tanto la luz como la humedad son factores relevantes para su desempeño en los bosques. Con la intención de ampliar más el conocimiento sobre los mecanismos y procesos que regulan la dinámica de regeneración de las especies forestales, se debe considerar incluir variables de respuestas fisiológicas, así como evaluar el efecto de otros factores que limitan la disponibilidad de recursos para las plántulas además de la luz y el agua.

Los resultados encontrados en este trabajo permiten deducir que los pinos muestran afinidad por áreas con gran disponibilidad de luz mientras que los encinos pueden tolerar ambientes sombríos mejor que los pinos. El intenso

aprovechamiento forestal y el cambio de uso del suelo de terrenos forestales para actividades agropecuarias en la región han fragmentado ampliamente la vegetación de los bosques, lo que ha favorecido la expansión de especies pioneras con alta demanda de luz y resistencia a la sequía como los pinos, mientras que los encinos tienen una notable capacidad para permanecer en el interior de bosques más densos con menor grado de disturbio.

En condiciones homogéneas, por ejemplo con baja temperatura y alta precipitación, podría esperarse la agrupación de las especies pinos y encinos en sus respuestas, lo que sugeriría que son equivalentes. Sin embargo, si se someten a estrés ambiental, como lo sugerido en los experimentos que se reportan en este trabajo, se observa clara diferenciación en la respuesta de las especies de los dos grupos. En este sentido, la heterogeneidad ambiental (lumínica e hídrica) presente de forma natural y provocada por el patrón de aprovechamiento de los bosques es suficiente para esperar diferenciación de nicho, conflictos y diferencias entre las especies a lo largo de recursos limitantes.

Literatura Citada

- Agyeman, V. K., Swaine, M.D. y Thompson, J. 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology* 87: 815-827.
- Alba-López, M.P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N y Castillo-Santiago, M.A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la altiplanicie central de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 7-15.
- Baldocchi, D. y Collineau, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. En: Caldwell, M.M. y Pearcy, R.W. (eds). Exploitation of environmental heterogeneity by plants; ecophysiological processes above and below ground. Academic Press, New York. Pp 21-71.
- Barton, A. M. 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in montane pines. *Ecological monographs*. 63: 367-397.
- Barton, A. M. y J. A. Teeri. 1993. The ecology of elevational positions in plants: drought resistance in five montane pine species in Arizona. *American Journal of Botany*. 80: 15-25.
- Battaglia M.A., Mitchell, R.J, Mou, P.P y Pecot, S.D. 2003. Light transmittance estimates in a longleaf pine woodland. *Forest Science* 49(5): 752-762.
- Battaglia, M.A. 2000. The influence of overstory structure on understory light availability in a longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) forest. Master of Science Thesis, Virginia, USA. Pp. 180
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351-372.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beckage, B. y Clark, J.S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Bloor, J.M.G. y Grub, P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology* 91: 77-97.
- Bloor, J.M.G. y Grub, P.J. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18: 337-348.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355-377.
- Bonfil, C. y Soberón, J. 2000. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its reintroduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.
- Breedlove, D.E. 1981. Flora of Chiapas. Part 1: Introduction to the Flora of Chiapas. California Academy of Sciences, San Francisco.

- Breedlove, D.E. 1986. Listados florísticos de México IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Brokaw N. y Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Tree* 15: 183-188.
- Cabrera García, L., Mendoza Hernández, P.E., Peña Flores, V., Bonfil Sanders, C. y Soberón Mainero, J. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Née) en el Ajusco Medio, Distrito Federal. *Agrociencia* 32: 149-156.
- Caldwell, M. M. y R. W. Pearcy. 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and belowground. Academic Press, San Diego, Calif, USA.
- Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. 2002. Establecimiento temprano de árboles nativos en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, Méjico. *Ecosistemas* 12(1) 17: 20
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D. y De Jong, B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318.
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D. y De Jong, B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forest of The Highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78: 1309-1318.
- Canham, C.D. 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634-1638.
- Caspersen, J. P., J. A. Silander jr., C. Canham y S. W. Pacala. 1999. Modeling the competitive dynamics and distribution of tree species along moisture gradients. In: Mladenoff D. J. y W. L. Baker. *Spatial modeling of Forest landscape change, approaches and applications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cavender-Bares, J. y Bazzas, F.A. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124: 8-18.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances for ecological Research* 18: 1-63.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- Clark, D. A. y D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological monographs* 62: 315-344.
- Clark, D.B. y Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- Clinton, B.D. 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 186: 243-255.
- Crawley, M.J. (ed.) 1986. Plant Ecology. Blackwell Scientific, Londres, Reino Unido.
- De Jong, B.H.J., Cairns, M.A., Ramírez-Marcial, N, Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., Haggerty, P.K., González-Espinosa, M. y March-Mifsut, I. 1999. Land-use

- change and carbon flux between the 1970s and 1990s in the central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 23: 373-385.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecological Systems* 18:431-451.
- Díaz Hernández, B.M., Plascencia Vargas, H., Arteaga Ramírez, R. y Vázquez Peña, M.A. 2000. Estudio y zonificación agroclimáticos en la región Los Altos de Chiapas, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 42: 7-27.
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and paleo-endemism. *Botanical Journal of Linnean Society* 121: 365-384.
- Farjon, A. y Styles, B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica, Monograph 75. The New York Botanical Garden, Bronx, NY.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. y Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. Pp. 35.
- Galindo-Jaimes L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. y García-Barrios, L.E. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- Gersonde, R., Battles, J.J. y O'Hara, K.L. 2004. Characterizing the light environment in Sierra Nevada mixed-conifer forests using a spatially explicit light model. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1332-1342.
- Golden Software, Inc. 2002. Surface Mapping System. Golden Software, Inc. 809 14th Street, Golden Colorado.
- Golicher J.D. 2001. The dynamics of disturbed Mexican pine-oak forest: A modeling approach. Ph D. Thesis. University of Edinburgh.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N. y Quintana-Ascencio, P.F. 1995a. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas. México. pp. 190-198. En: Wilson, M.M. y Sader, S.S. (eds.). *Conservation of neotropical migratory birds in México*. Maine Agricultural and Forest Experiment Station Miscellaneous Publication 727, Orono.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Quintana-Ascencio, P. F. y Martínez-Icó, M. 1995b. La utilización de encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. *Reporte Científico Universidad Autónoma de Nuevo León*, Número Especial 15: 183-197
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N. y Quintana-Ascencio, P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: Parra-Vázquez,

- M.R. y Díaz-Hernández, B.M. (eds.). *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural*. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas. Pp 85-117.
- González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. y Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, y Galindo-Jaimes, L. 2006. Secondary succession in montane pine-oak forest of Chiapas, Mexico. En: Kapelle, M. (ed). *Ecology and conservation of neotropical montane oak forest*. Ecological Studies, Vol. 185. Pp 209-221.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Holz S. C., Rey-Benayas J. M. y Parra-Vázquez M. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: Modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 11-23.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y Rey-Benayas J. M. 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. Páginas: 137-162 en: González-Espinosa M., Rey-Benayas J. M y Ramírez-Marcial N. (eds.). *Restauración de bosques en América Latina*. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi- Prensa D.F, México.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A., Duncan G., Cayuela L. y Rey-Benayas J. M. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación ambiental* 1: 40-53.
- Goovaerts P. 1997. *Geostatistics for natural resources evaluation*. Oxford University Press, New York.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Grubb, P. J., W. G. Lee, J. Kollmann, y J. B. Wilson. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedling of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84: 827-840.
- Hale, S.E. y Edwards, C. 2002. Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology* 112: 51-56.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hong, S.-K., Nakagoshi, N. y Kamada, M. 1995. Human impacts on pine-dominated vegetation in rural landscapes in Korea and western Japan. *Vegetatio* 116: 161-172.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, EE. UU.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., y Loo de Lao, S. 1999. Light-Gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.

- Huston, M.A. 1994. Biological diversity. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- INEGI, 1994a. Carta geológica, E15-11(Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, México.
- INEGI, 1994b. Carta de efectos climáticos regionales, E15-11(Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, México.
- INEGI, 1995. Carta edafológica, E15-11(Tuxtla Gutiérrez), escala 1:250,000. SPP/INEGI, México.
- INEGI. 2003. Cuaderno estadístico municipal. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- Integrated Approach to Crop Research-Rothamsted and Conrad, K.F. 2001. SADIEShell. Rothamsted Experimental Station. UK.6 pp.
- Isaacs, E. H., and M. Srivastava, 1989, An Introduction to Applied Geostatistics. New York: Oxford University Press, 146.
- Kabakoff, R.P. y Chazdon, R.L. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12:779-788.
- King, D.A. 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. *Functional Ecology* 5: 485-492.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80:187-201.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J. A. y Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5: 517-532.
- Latham, R. E. 1992. Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144.
- Lin, Y., Hulting, M.L. y Augspurger, C.K. 2004. Causes of spatial patterns of dead trees in forest fragments in Illinois. *Plant Ecology* 170: 15-27.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of tree seedlings raised under artificial shade. *New Phytologist* 69: 273-286.
- Ludlow, M. M. 1989. Strategies of response to water stress. En: K. H. Kreeb, H. Richter, and T. M. Hinckley, editors. Structural and functional responses to environmental stresses. SPB Academic Publishing, The Hague.
- López-Barrera, F. y González-Espinosa, M. 2001. Influence of litter on emergent and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forest* 21: 59-70.
- Lovett Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Tree* 4: 230-233.
- Marañón, T., Camarero, J., Castro, J. y Díaz, M., Espelta, J. M., Hampe, A., Jordano, P., Valladares, F., Verdú M. y Zamora, R, 2004. Heterogeneidad ambiental y

- niche de regeneración. En: Valladares, F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- Marks, T.R. y Simpson, S.E. 1999. Effect of irradiance on shoot development *in Vitro*. *Plant Growth Regulation* 28: 133-142.
- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J. J. Muñoz-Orozco, A. y López-Upton, J. 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* 36: 365-376.
- McLeod, K.W. y Burke, M.K. 2004. Photosynthetic potential of laurel oak seedlings following canopy manipulation. En: Connor, K. F. (ed). Proceedings of the 12th biennial southern silvicultural research conference. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. Pp. 594
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Volumen 1. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutierrez, Chiapas, México. Pp 265.
- Modrý, M., Hubený, D. y Rejšek, K. 2004. Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management* 188: 185-195.
- Montgomery, R.A. y Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.
- Myers, J.A. y Kitajima, K. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 383-395.
- Niinemets, U. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenic changes revisited. *Journal of Ecology* 94: 464-470.
- Nixon, K.C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press, New York. Pp 447-458
- Ochoa-Gaona, S. y González-Espinosa, M. 2000. Land use deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. A. J. Silander y R. K. Kobe. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24:2172-2182.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Kobe, R.K. y Ribbens, E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Perry, J. N., 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008-1017.
- Perry, J. N., Winder, L., Holland J. M. y Alston R. D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecology Letters* 2: 106-113.
- Platt, W.J. y Connell, J.H. 2003. Natural disturbance and directional replacement of species. *Ecological Monographs* 73: 507-522.
- Poorter, H. y Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO², nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607.

- Poorter, L. y Arets, E.J.M.M. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Porter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.
- Quintana-Ascencio, P.F. y M. González-Espinosa. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 21: 43-57.
- Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. 1992. Acorn renewal, seedling survivorship and seedling growth of *Quercus crispipilis* in sucesional forest of The Highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 6-18.
- Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Martínez-Icó, M. 2004. Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaved trees in sucesional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science* 7: 81-88.
- R Development Core Team. 2004. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Marcial, N. 1994. Sobrevivencia y crecimiento de árboles en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Botánica. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. Pp.118.
- Ramírez-Marcial, N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 881-890.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P.F. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 20:59-75.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y García-Moya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30: 249-257.
- Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P.F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la Estación Biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44: 59-85.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. & Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154: 311-326.
- Ramos, J., y J. Grace. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical tree seedlings from Mexico. *Functional Ecology* 4: 667-677.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, y M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: 143-164.

- Ritter, E., Dalsgaard, L. y Einhorn, K.S. 2005. Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 206: 15-33.
- Romero-Nájera, I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 20-50.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. Pp. 431.
- Rzedowski, J. y McVaugh, R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9: 1-123.
- Sack, L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation?. *Oikos* 107: 107-127.
- Sack, L. y Grubb, P.J. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131: 175-185.
- Sack, L., P. J. Grubb, y T. Marañón. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F. y Zavala, M.A. 2006. Performance of seedling of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170: 795-806.
- Schnitzler, A. y Closset, D. 2003. Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): structure, architecture and light patterns. *Forest Ecology and Management* 183: 205-220.
- Schupp, E.W. 1995. seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal Botany* 82: 399-409.
- Shugart, H. H. 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New York.
- Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. Introduction to plant population biology. Blackwell Science, Oxford, UK. Pp. 230.
- Smith, T.M. y Huston, M.A. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.
- Ter Braak, C.J.F. y Prentice, I.C. 1998. A theory of gradient analysis. *Advances for Ecological Research* 18: 271-316.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Ediciones Omega. Barcelona, España. Pp. 703.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton.

- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Umeki, K. 2002. Tree mortality of five major species on Hokkaido Island, Northern Japan. *Ecological Research* 17: 575-589.
- Valladares, F., Hernández, L.G., Dobarro, I., García-Pérez, C., Sanz, R. y Pugnaire, F.I. 2003. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrub seedlings. *Annals of Botany* 91: 577-584.
- Valladares, F., I. Dobarro, D. Sánchez-Gómez y R. W. Pearcy. 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany* 56: 483-494.
- Vázquez G., J.A., Cuevas G., R., Cochrane, T.S., Iltis, H.H., Santana M., F.J. y Guzmán H.L. 1995. Flora de Manantlán: plantas vasculares de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Sida Botanical Miscellany No. 13, Botanical Research Institute of Texas, Fort Worth.
- Veneklaas, E.J. y Poorter, L. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environment. En: Lambers, H., Poorter, H. y Van Vuuren, M.M.I. (eds). Physiological mechanisms and ecological consequences. Bakhuys Publishers. Leiden, the Netherlands. pp. 337-361.
- Vetaas, O.R. 1997. The effect of canopy disturbance on species richness in central Himalayan oak forests. *Plant Ecology* 132: 29-38.
- Wagner, P.L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico. *Geographical Review* 52: 253-274.
- Walters, M. B., y P. B. Reich. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ?. *New Phytologist* 143: 143-154.
- Williams, H., C. Messier y D. D. Kneeshaw. 1999. Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 222-231.
- Wolf J. H.D. y Flamenco A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography* 30:1689-1707.
- Wolf J. H.D. y Flamenco A. 2005. Distribución y riqueza de epí-fitas de Chiapas. En: González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Ruiz-Montoya L. Coords. Diversidad Biológica en Chiapas, pp. 127-162, Plaza y Valdés, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas, El Colegio de la Frontera Sur, México, D.F.
- Yirdaw, E. y Luukkanen, O. 2004. Photosynthetically active radiation transmitanse of forest plantation canopies in the Ethiopian highlands. *Forest Ecology and Management* 188: 17-24.
- Zavala, M.A. 2000. Aleppo pine stand dynamics in relation to water balance and disturbance: a mechanistic model. Pp 153-165. En: Ne'eman G. y Trabaud, L. (ed). Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *P. brutia*

forest ecosystems in the Mediterranean Basin. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Zavala, M. A., Galindo-Jaimes L. y González-Espinosa M. 2007. Models of regional and local stand composition and dynamics of pine-oak forests in the Central Highlands of Chiapas (Mexico): theoretical and management implications. En: A.C. Newton (ed.) 2007. Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America. CAB International.

Agradecimientos

A los técnicos Alfonso Luna-Gómez, Miguel Martínez-Icó, Pedro Girón-Hernández por la ayuda en todas las tareas realizadas durante el trabajo en jardín común y campo. A Ma. Magdalena Alcázar Gómez por su asistencia en la toma de datos y supervisión de actividades en gabinete. Juan Bautista Bolóm, Daniel Pale Vázquez y becarios de verano de la ciencia 2003 prestaron ayuda durante el trabajo en campo y, manejo y preparación de material biológico. Neptalí Ramírez Marcial, Duncan Golicher y Luis Cayuela dieron valiosas sugerencias para el diseño y seguimiento del experimento en campo y vivero así como en el análisis estadístico. Asimismo, agradezco el apoyo de los proyectos BIOCORES (INCO-IV Program contrato ICA4-CT-2001-10095), SEMARNAT-CONACYT (C01-2002-048) y, ALFA (No. 13003. Subprograma B. Movilidad de becarios 2006). Finalmente, gracias a las becas obtenidas de parte de COCyTECH-2007. Bajo la categoría de Investigador Científico Nivel I, candidato a Doctor; PROMEP-2012. Estancia reducida y redacción de tesis, y CONACYT 114879 (LGJ) que han sido de gran importancia para lograr finalizar las investigaciones que aquí se presentan.